**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

**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:** 12.10.2025

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

Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 100. Heft

# NATÜRLICHE BASTARDIERUNGEN ZWISCHEN WEISSBLÜHENDEN RANUNCULUS-ARTEN IN DEN ALPEN

NATURAL HYBRIDIZATIONS BETWEEN
WHITE-FLOWERED SPECIES OF RANUNCULUS
IN THE ALPS

von Walter HUBER

# **INHALTSVERZEICHNIS**

	Vorwort	5
1.	Einleitung 1.1. Abkürzungen und Hinweise	7
2.	Material 2.1. Sammeln und Kultivieren der Pflanzen 2.2. Herkunft des Untersuchungsmaterials	9
3.	Methoden 3.1. Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen 3.2. Zytologie 3.2.1. Chromosomenzahlen 3.2.2. Endomitosen 3.2.3. Chromosomen-Banding 3.3. Pollenuntersuchungen 3.4. Bestäubungsexperimente 3.5. Keimungsversuche	21 21 22 22 22 23 24 24 25
4.	Bestimmungsschlüssel	29
5.	Ranunculus aconitifolius L. x R. platanifolius L. 5.1. Morphologie und Nomenklatur 5.2. Pflanzensoziologie und Ökologie 5.3. Geographische Verbreitung 5.4. Chromosomenzahlen 5.5. Pollenuntersuchungen 5.6. Bestäubungsexperimente	33 33 39 48 48 52 55
6.	Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L. s.l. 6.1. Morphologie und Nomenklatur 6.2. Pflanzensoziologie und Ökologie 6.3. Geographische Verbreitung 6.4. Chromosomenzahlen 6.5. Pollenuntersuchungen 6.6. Bestäubungsexperimente	58 58 72 79 82 88 93
7.	Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. seguieri Vill. 7.1. Morphologie und Nomenklatur 7.2. Pflanzensoziologie und Ökologie 7.3. Geographische Verbreitung 7.4. Chromosomenzahlen 7.5. Pollenuntersuchungen 7.6. Bestäubungsexperimente	98 98 103 108 109 114

8.	Ranunculus parnassifolius L. x R. seguieri Vill. 8.1. Morphologie und Nomenklatur 8.2. Pflanzensoziologie und Ökologie 8.3. Geographische Verbreitung 8.4. Chromosomenzahlen 8.5. Pollenuntersuchungen 8.6. Bestäubungsexperimente	119 119 123 125 127 130 131
9.	Zweifelhafte Bastarde und weitere Kombinationen 9.1. Ranunculus aconitifolius L. s.l. x R. pyrenaeus L. s.l. 9.2. Ranunculus aconitifolius L. s.l. x R. seguieri Vill. 9.3. Ranunculus aconitifolius L. x R. alpestris L. 9.4. Ranunculus aconitifolius L. x R. glacialis L. 9.5. Ranunculus aconitifolius L. s.l. x R. gramineus L. 9.6. Ranunculus alpestris L. x R. glacialis L. 9.7. Callianthemum coriandrifolium Rchb. x Ranunculus glacialis L.	133 134 135 136 138 139 140
10.	Diskussion	142
	Zusammenfassung – Summary – Résumé	145
	Literaturverzeichnis	153

#### **VORWORT**

Die vorliegende Arbeit entstand als Gemeinschaftsprojekt des Geobotanischen Institutes und des Institutes für Allgemeine Botanik der ETH Zürich. Herrn Prof. Dr. H. Hess, Geobotanisches Institut der ETH Zürich, und Herrn Prof. Dr. F. Ruch, Institut für Allgemeine Botanik der ETH, danke ich für die Gesamtbetreuung der Arbeit und für die stete Bereitschaft, mir ihre grosse Erfahrung zur Verfügung zu stellen. Besonders danke ich Herrn Dr. M. Baltisberger, Geobotanisches Institut ETH, für seine fachkundige Hilfe, für die vielen spontanen Anregungen und Diskussionen und für die kameradschaftliche Begleitung auf den Sammelexkursionen. Überaus dankbar bin ich meiner lieben Frau, Gisela Huber-Meinicke, die nicht nur auf den Exkursionen tatkräftig mitgeholfen hat, sondern mich fortwährend in allen Bereichen der Arbeit unterstützte. Vielen Dank geht an Herrn Prof. Dr. E. Landolt, Geobotanisches Institut ETH, für seine vielfältigen und äusserst wertvollen Ratschläge, an Herrn Prof. Dr. W. Greuter, Berlin, für die fachkundige Hilfe bei nomenklatorischen Fragen, an Herrn Prof. Dr. K. Kramer, Universität Zürich, für die kritische Durchsicht der lateinischen Diagnosen und an Frau Prof. Dr. K. Urbanska, Geobotanisches Institut ETH, für ihre vielfältigen fachlichen Anregungen. Für die Bestimmung schwieriger Gattungen aus den pflanzensoziologischen Aufnahmen schulde ich Frau Dr. I. Markgraf-Dannenberg, Universität Zürich (Festuca), Herrn Dr. F. Krendl, Wien (Galium), und Herrn Dr. W. Lippert, München (Alchemilla) grossen Dank. Meiner Fachkollegin, Frau C. Vuille, Neuchâtel, sei für die interessante Zusammenarbeit gedankt. Den Institutsgärtnern Herrn M. Fotsch und seinem Vorgänger Herrn F. Müller danke ich für die aufmerksame Pflege der Kulturen, Frau R. Meinicke und Frau B. Brun für die sorgfältige Reinschrift und Frau A. Honegger für die fachkundige Fertigstellung der Druckvorlage.

Die finanziellen Mittel wurden von der ETH Zürich in Form eines Doktorandenstipendiums und insbesondere von der Stiftung Rübel des Geobotanischen Institutes zur Verfügung gestellt, wofür den beiden Institutionen Dank gebührt.

Schliesslich danke ich allen nicht namentlich erwähnten Helferinnen und Helfern, die auf irgendeine Weise zum Gelingen der Arbeit beitrugen.



#### 1. EINLEITUNG

Bastarde zwischen morphologisch ähnlichen Ranunculus-Arten aus der Schweiz und angrenzenden Gebieten wurden in mehreren Fällen experimentell hergestellt und konnten zum Teil auch in der Natur gefunden werden. So existieren gelbblühende Kombinationen innerhalb der Gruppen des R. acer L. (Hess 1953, Hess in Hess et al. 1977), des R. montanus Willd. (LANDOLT 1954, 1956) und des R. polyanthemos L. (Hess 1955, Baltisberger 1980, Baltisberger und Hess 1986) sowie Kreuzungen von Arten der R. polyanthemos - Gruppe mit R. bulbosus L. s.l. und R. repens L. (BALTISBER-GER 1981). Zwischen weissblühenden Taxa sind Bastarde innerhalb der Gruppe des R. alpestris L. hergestellt worden (Müller und Baltisberger 1984). Schon früh wurde aus den Pyrenäen der Bastard R. parnassifolius L. x R. pyrenaeus L. (R. x luizeti Rouy, R. x flahaultii G. Gaut.) bekannt (Rouy 1893, 1898, Gautier 1897, Favarger und Küpfer 1968, Küpfer 1974); zusätzlich konnten neulich in der Sektion Ranuncella (Spach) Freyn weitere Kombinationen zwischen R. amplexicaulis L., R. pyrenaeus und Unterarten von R. parnassifolius aus demselben Gebiet nachgewiesen werden (Vuille 1987).

In der vorliegenden Arbeit wird zuerst die bisher kaum beachtete Bastardierung zwischen den nah verwandten Arten R. aconitifolius L. und R. platanifolius L. abgeklärt. Anschliessend werden drei erstaunliche Bastardkomplexe zwischen extrem verschieden aussehenden Eltern aus den Alpen untersucht: R. kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L. s.l., R. kuepferi Greuter & Burdet x R. seguieri Vill. und R. parnassifolius L. x R. seguieri Vill. Drei Artbastarde und zwei Bastardunterarten werden neu beschrieben. Zusätzlich wird die Existenz einiger zweifelhafter, in der Literatur aufgeführter Bastarde diskutiert und die Möglichkeit weiterer Kombinationen geprüft.

Zur Abklärung der Bastarde und ihrer Stellung gegenüber den Elternarten wurden folgende Untersuchungen durchgeführt: morphologische Vergleiche der Taxa vom natürlichen Standort und Beobachtung der taxonomischen Merkmale in Kultur, Studium des pflanzensoziologischen und ökologischen Verhaltens sowie der geographischen Verbreitung, Chromosomenzählungen, Pollenuntersuchungen und Bestäubungsexperimente.

### 1.1. ABKÜRZUNGEN UND HINWEISE

Die Namen der Taxa werden bei allen Herkunftsangaben mit folgenden Abkürzungen zitiert:

- ac: Ranunculus aconitifolius L.
- al: R. alpestris L.
- an: R. angustifolius DC.
- Cc: Callianthemum coriandrifolium Rchb. (R. rutaefolius L.)
- gl: R. glacialis L.
- ku: R. kuepferi Greuter & Burdet
- pa: R. parnassifolius L.
- pl: R. platanifolius L.
- py: R. pyrenaeus L.
- se: R. seguieri Vill.
- xa: R. aconitifolius L. x R. platanifolius L.
- xb: R. kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L.
- xc: R. kuepferi Greuter & Burdet x R. platanifolius L.
- xd: R. kuepferi Greuter & Burdet x R. seguieri Vill.
- xe: R. parnassifolius L. x R. seguieri Vill.

Alle Herkünfte werden mit einer laufenden Nummer bezeichnet, die sich auf die genaue Fundorts- und Standortsangabe im Kapitel 2.2 bezieht; nur in diesem Kapitel werden zusätzlich die Nummern der entsprechenden Herbarbelege angegeben. In den übrigen Kapiteln werden die Fundorte in Kurzform und mit entsprechender Nummer zitiert, bei Meereshöhen wird nur noch die untere Grenze angegeben.

Die meisten Arten kommen in verschiedenen Bastardkombinationen als Eltern vor. Um Wiederholungen zu vermeiden, wurde beim nochmaligen Auftreten schon behandelter Arten auf die frühere Stelle verwiesen.

Gemeinsame morphologische Merkmale untergeordneter Taxa werden zur besseren Übersicht nur in der Diagnose des ihnen übergeordneten Taxons aufgeführt.

Die erwähnten Herbarien sind gemäss "Index Herbariorum" (HOLMGREN et al. 1981) abgekürzt.

#### 2. MATERIAL

#### 2.1. SAMMELN UND KULTIVIEREN DER PFLANZEN

Von 1982 bis 1986 wurden an etwa 200 vorwiegend in den Alpen gelegenen Fundorten weissblühende *Ranunculus*-Taxa (Kap. 2.2) gesammelt. Bei der Auswahl der Individuen wurde darauf geachtet, die Variationsbreite der Populationen möglichst repräsentativ zu erfassen. So wurden von jedem Fundort Herbarbelege für morphologische Studien und Pollenuntersuchungen angelegt (insgesamt rund 2000 Bogen) sowie von etwa einem Drittel der Fundorte rund 3000 Exemplare lebend mitgenommen und in Zürich (530 m ü.M.) kultiviert. Die grosse Zahl an lebenden Pflanzen war wegen der in Kultur oft reduzierten Vitalität (insbesondere Blütenbildung) erforderlich.

Als Kultursubstrat bewährte sich bei allen Taxa ein Gemisch aus etwa gleichen Volumen Ackererde, Torf und Quarzsand (Substrat-pH 5-6). Tontöpfe gewährleisteten eine gute Durchlüftung des Wurzelraumes. Zum Giessen wurde bei den kalkliebenden oder pH-indifferenten Taxa Brunnenwasser (ca. pH 9), bei den kalkmeidenden hingegen Regenwasser (pH 5-6) verwendet.

Während der Vegetationszeit befanden sich sämtliche Kulturen zu Beobachtungs- und Versuchszwecken im Gewächshaus. Im Herbst wurden sie im Freien eingesenkt und zur Überwinterung mit Tannästen abgedeckt. Zur Synchronisation der Blütezeiten im Frühling wurden die zu kreuzenden Arten jeweils ab Ende Januar gestaffelt ins Gewächshaus genommen; zuerst Ranunculus platanifolius; nach 3-4 Wochen R. aconitifolius, R. alpestris, R. glacialis, R. parnassifolius, R. seguieri, Callianthemum coriandrifolium und sämtliche Bastarde; nach weiteren 2 Wochen R. angustifolius, R. kuepferi und R. pyrenaeus. Zusätzlich wurden die Kreuzungsmöglichkeiten durch mehrere, zeitlich verschieden blühende Herkünfte eines Taxons begünstigt.

#### 2.2. HERKUNFT DES UNTERSUCHUNGSMATERIALS

Die Reihenfolge der Taxa entspricht jener im Inhaltsverzeichnis. Die Fundorte sind nach Ländern, innerhalb der Länder nach Regionen aufgeführt. Die Regionen und die Fundorte innerhalb der Regionen sind von W nach E ange-

ordnet. Oft wurden zwei oder drei Taxa am selben Ort gesammelt; sie haben somit dieselbe Fundortsnummer. Zur eindeutigen Zuordnung sind deshalb diesen Nummern taxonbezeichnende Buchstaben vorangestellt (Kap. 1.1). Den geographischen Bezeichnungen folgen Standortsangaben, Sammeldaten, Sammler (WH: Walter Huber; MB: Matthias Baltisberger; GM: Gisela Meinicke) und in Klammern die Herbarnummern (Belege im Herbarium des Geobotanischen Institutes der ETH Zürich [ZT]). Für die Fundorte in der Schweiz und den unmittelbar angrenzenden Gebieten konnten die Koordinaten der "Landeskarte der Schweiz" angegeben werden.

#### Ranunculus aconitifolius

#### Spanien

ac 1) Pyrenäen: S der Strasse 600 m NE des Col de Barèges, 6 km SE von Bagnères de Luchon; N-exp. Hochstaudenflur auf sumpfigem Untergrund, 1600 m; 10.8.1984, WH und GM (32653).

#### Frankreich

- ac 4) Ariège: An der Strasse SE oberhalb des Bahnhofes von L'Hospitalet, N des Col de Puymorens; N-exp., feuchte Hochstaudenflur am Waldrand, 1440 m; 7.8.1984, WH und GM (32577).
- ac 5) Ariège: 500 m S des Etang de Laurenti, 19 km N Font-Romeu; sumpfiges Bachufer, 1940 m; 9.7.1984, E. Hsu (34313); 3.8.1984, WH und GM (34491).
- ac 6) Ariège: Am Weg vom Refuge Forestier du Laurenti zum Etang du Laurenti, 19 km N Font-Romeu; Hochstaudenflur im Wald, auf feuchtem Untergrund, 1790 m; 3.8.1984, WH und GM (34438).
- ac 8) Pyrénées-Orientales: 3 km WNW Cortal Pujol, Val de Galbe, 15 km N Font-Romeu; Bachufer, 1780-1900 m; 4.8.1984, WH und GM (32501).
- ac 14) Dauphiné: Les Bains, W Villard-de-Lans; Nasswiese, 1010 m; 28.6.1984, MB und WH (34166).

#### Italien

- ac 35) Alpes Maritimes: Hinterer Talkessel des Valle San Giovanni, 4 km SE Limone Piemonte; Weidebachufer und feuchte Weide, 1640-1660 m; 19.6.1982, MB und WH (82242); 22.6.1984, MB und WH (33979).
- ac 37) Alpes Maritimes: Ca. 200 m SE der Alphütte auf dem Gias soprano del Colle oberhalb des Vallone Cravina, 4 km SW Certosa di Pesio; NE-exp., felsige, teilweise durchflossene Weide auf Silikat, 1930-1950 m; 25.6.1986, MB und WH (10694).
- ac 42) Alpes Maritimes: Vallone Cravina, W Certosa di Pesio; schattiges Bachufer, 980 m; 20.6.1984, MB und WH (33888).
- ac 43) Alpes Maritimes: Fonte dell'Oro, 4 km SSW Certosa di Pesio; Hochstaudenflur im Wald, auf durchnässtem Hang, 1100 m; 21.6.1984, MB und WH (33935).
- ac 50) Aostatal: Ca. 2 km SW vom Hospiz des Gr. St. Bernhard, 577 500 / 78 450; Weidebachufer, 2050-2080 m; 8.6.1983, MB und WH (83102).
- ac 51) Aostatal: Montagna Baus, ca. 1 km WSW vom Hospiz des Gr. St. Bernhard, 578 000 / 79 400; SE-exp., teilweise durchflossene Alpweide, 2270-2320 m; 19.7.1983,

WH und GM (822063); 8.8.1985, WH und GM (10120).

#### Schweiz

- ac 68) Solothurner Jura: N-Hang der Hasenmatt, 600 900 / 232 370; Kalkgeröll, 1420 m; 16.6.1985, WH und GM (32809).
- ac 71) Solothurner Jura: 500 m ENE des Gipfels der Hasenmatt, 601 400 / 232 470; feuchte Weide am Waldrand, 1250 m; 16.6.1985, WH und GM (32816).
- ac 73) Solothurner Jura: Hinterer Weissenstein, 603 300 / 233 050; Weide, 1170 m; 16.6.1984, WH und GM (33837).
- ac 74) Solothurner Jura: Vorröti, ca. 1 km SSW vom Kurhaus Balmberg, 607 300 / 234 100; bewaldetes Bachufer, 1150-1200 m; 17.6.1984, WH und GM (33869).
- ac 75) Solothurner Jura: Mittlerer Balmberg, 607 800 / 234 700; Wiesenbachufer, 1000 m; 14.5.1983, WH und GM (822086); 17.6.1984, WH und GM (33863).
- ac 84) Wallis: Zwischen Hospiz und See auf dem Gr. St. Bernhard, 579 120 / 79 750; Wexp., feuchter Silikatschutthang, 2450-2460 m; 8.8.1985, WH und GM (10144).
- ac 87) Wallis: Tsanton Sarnieu, E Mille, ca. 5 km S Le Châble, Val de Bagnes, 582 500 / 97 450; Alpweide auf Silikat, 2100-2140 m; 16.7.1984, WH und E. Hsu (34283); 24.6.1985, WH und GM (32968).
- ac 90) Wallis: NW unterhalb Pro Michaud, Val de Bagnes, 584 250 / 98 770; Hochstaudenflur am Bach, 1640 m; 16.7.1984, WH und E. Hsu (34290).
- ac 91) Wallis: An der Strasse zwischen dem Col du Sanetsch und dem See, 588 550 / 132 000; sumpfiges Bachufer, 2110 m; 10.8.1985, WH und GM (10226).
- ac 109) Wallis: An der Strasse von Oberwald Richtung E nach Gere, 670 600 / 154 000; sumpfige Wiese, 1400-1430 m; 13.7.1984, WH (34234).
- ac 112) Obwalden: 400 m NE des Höch Gumme, Brienzer Rothorn-Kette, 650 050 / 182 350; feuchte Weide auf Kalk, 2060 m; 15.8.1984, WH und GM (32682).
- ac 113) Obwalden: 600 m NE des Höch Gumme, Brienzer Rothorn-Kette, 650 150 / 182 500; durchrieselte Weide auf Kalk, 2040 m; 15.8.1984, WH und GM (32674).
- ac 115) Zug: Zwischen Heumoos und Ambeissen, S-Rand des Zugerbergs, 684 500 / 217 000; feuchtes Hangried, 1000 m; 29.6.1982, U. Hartwig und WH (82775).
- ac 119) Tessin: Cadagno di fuori, zwischen dem Lago Ritom und dem Lago Cadagno, Val Piora, 697 100 / 156 000; durchnässte Weide, 1920 m; 6.7.1984, WH und GM (34194); 22.6.1985, WH und GM (32881).
- ac 121) St. Gallen: Boalp, 4 km NE Wald, 715 350 / 239 750; feuchte Weide, 1000 m; 17.6.1985, WH und GM (32824).
- ac 122) St. Gallen: Am Weg vom Walabütz-Untersäss zum -Mittelsäss, Weisstannental, 739 000 / 203 500; Hochstaudenflur im Wald, 1500-1570 m; 7.7.1984, WH und GM (34203).
- ac 123) St. Gallen: Fätzaruns, Weisstannental, 743 850 / 205 750; sumpfige Wiese, 1020 m; 7.7.1984, WH und GM (34224).
- ac 131) Graubünden: Cani, 5 km N Seewis, Prättigau, 767 600 / 211 500; Weidebachufer, 1290 m; 20.6.1985, WH und GM (32860).
- ac 135) Graubünden: 100 m E der Parsennhütte, 5 km N Davos, 782 100 / 191 600; SE-exp., feuchter Weidehang, 2200 m; 4.7.1982, M. Gasser und WH (822084).

#### Ranunculus platanifolius

#### Frankreich

pl 7) Ariège: Refuge Forestier du Laurenti, 19 km N Font-Romeu; Hochstaudenflur im Weisstannenwald, 1600-1650 m; 3.8.1984, WH und GM (34449).

- pl 8) Pyrénées-Orientales: 3 km WNW Cortal Pujol, Val de Galbe, 15 km N Font-Romeu; Weide, 1780-1900 m; 8.7.1984, E. Hsu (34311); 4.8.1984, WH und GM (32521).
- pl 13) Dauphiné: Fontaine de l'Adrait, N Varême, Plateau du Veymont, Vercors; Rand eines Nadelwaldes und angrenzende Wiese, 1510 m; 27.6.1984, MB und WH (34140).
- pl 15) Dauphiné: NW unterhalb des Col de l'Arc, 4 km ENE Villard-de-Lans; Wiese in einer Waldlichtung, 1440 m; 28.6.1984, MB und WH (34160).
- pl 20) Dauphiné: 400 m N des Sommet des Templies, 1.5 km WSW La Grangette, 12 km NW Gap; NE-exp., lichter Lärchenwald, 1800-1820 m; 29.6.1985, MB und WH (32982).
- pl 22) Dauphiné: Bois de Loubet, 1 km ESE La Grangette, 10 km NW Gap; Waldlichtung, 1230 m; 26.6.1984, MB und WH (34081).

#### Italien

- pl 32) Alpes Maritimes: N-Seite des Col de Tende, 5 km S Limone Piemonte; NE-exp. Weidehang mit Erlengebüsch, 1700-1750 m; 22.6.1984, MB und WH (33974); 30.6.1985, MB und WH (33443).
- pl 34) Alpes Maritimes: Vorderer Talkessel des Valle San Giovanni, 4 km SE Limone Piemonte; Weide mit wenig Gebüsch, 1500-1550 m; 19.6.1982, MB und WH (82231, 82234); 23.6.1984, MB und WH (33993, 34002).
- pl 36) Alpes Maritimes: N der Strasse, 800 m SW des Col della Perla ob dem Valle San Giovanni, 4 km E des Col de Tende; Hochstaudenflur mit *Rhododendron ferrugineum* Gebüsch, 2070 m; 31.7.1984, WH und GM (34327).
- pl 40) Alpes Maritimes: Ca. 500 m SE der Alphütte auf dem Gias soprano del Colle oberhalb des Vallone Cravina, 4 km SW Certosa di Pesio; N-exp., stellenweise verbuschte Weide, 1900 m; 25.6.1986, MB und WH (10697).
- pl 41) Alpes Maritimes: Vallone Cravina, W Certosa di Pesio; Hochstaudenflur, 1590 m; 20.6.1984, MB und WH (33902).
- pl 44) Alpes Maritimes: Vallone degli Arpi, 5 km SSW Certosa di Pesio; Weide mit Gebüsch, 1700 m; 21.6.1984, MB und WH (33950).
- pl 52) Südtirol: An der Strasse von Rauth (Novale) auf den Passo di Lavazè, 1.2 km NE der Passhöhe, 20 km SE Bozen; Fichtenwald, 1720 m; 23.7.1985, WH und GM (29924).
- pl 61) Südtirol: An der Strasse von Predazzo zum Passo di Rolle, 1.5 km WSW der Passhöhe, 40 km SE Bozen; Fichtenwald, 1830 m; 21.7.1985, WH und GM (28836).

#### Schweiz

- pl 67) Solothurner Jura: Burgbüel, ca. 1 km SSW des Gipfels der Hasenmatt, 600 800 / 231 600; Buchenmischwald, 1030 m; 16.6.1985, WH und GM (32817).
- **pl 69**) Solothurner Jura: Hasenmatt, 601 000 / 232 250; lichter Wald, 1380 m; 16.6.1984, WH und GM (33850).
- pl 81) Freiburg: Oussanna, am Riau des Morteys, 3 km NE des Vanil Noir; 580 150 / 154 650; Hochstaudenflur auf Kalk, 1530 m; 7.8.1985, WH und GM (10075).
- **pl 96**) Wallis: Am Weg von Zinal Richtung Sorebois, 613 700 / 109 900; lichter Arven-Lärchenwald, 2000 m; 10.7.1983, WH (822018).
- pl 104) Wallis: W Berisal im Gantertal, an der Strasse Brig-Simplonpass, 647 950 / 127 200; Hochstaudenflur im Wald und am Waldrand, 1520 m; 19.7.1984, WH (34298).
- pl 106) Wallis: S Bifigjini, Zwischbergental, 651 200 / 113 750; Alpweide auf Silikat, 1820-1840 m; 15.7.1984, WH und E. Hsu (34277).
- pl 108) Wallis: 100 m SW der Kapelle bei Bord, Zwischbergental, 651 950 / 112 200; schattiges Strassenbord, 1370 m; 23.6.1985, WH und GM (32923).
- pl 110) Wallis: Oberhalb der Strasse von Gletsch auf den Furkapass, 672 300 / 157 500; NW-exp. Weide mit Erlengebüsch, 2000 m; 7.7.1986, WH und D. Marthy (10714).
- pl 118) Tessin: Oberhalb der Brücke über die Maggia bei Mogno, Val Lavizzara, 694 000 / 143 150; Hochstaudenflur im Wald und am Waldrand, 1170 m; 5.7.1984, WH und GM (34185).

pl 129) Graubünden: S Wasserleitengaden, 1 km NE Nufenen, 737 450 / 156 500; N-exp. Weidehang mit Gebüsch, 1900 m; 3.7.1983, WH und GM (821963).

pl 130) Graubünden: W der Bachbrüche bei Perfils, ca. 1 km NE Sufers, 748 550 / 160 500; S-exp., lichter Fichtenwald, 1800 m; 2.7.1983, WH und GM (821943).

pl 132) Graubünden: Alpnovawald, 4.5 km N Seewis, Prättigau, 767 650 / 211 130; E-exp., locker bewaldete Böschung an der Strasse, 1290 m; 20.6.1985, WH und GM (32862).

pl 145) Graubünden: N des Chè d'Mot, Samnaun, 823 200 / 205 050; NE-exp. Weide, 1940 m; 12.7.1982, WH (82941); 12.7.1985, WH und B. Merz (28634).

#### Österreich

pl 148) Osttirol: An der Strasse von Schlaiten auf die Schlaiten Alm, 500 m E des Moschumandl-Gipfels, 12 km NW Lienz; NE-exp. Strassenbord, 1900 m; 19.7.1985, WH und GM (28770).

### Jugoslawien

pl 150) Montenegro: E von Marica, ca. 35 km NNE von Titograd; lichter Buchenwald, 1250 m; 1.7.1983, MB und A. Lenherr (83811); 22.6.1985, MB und W. Frey (10883).

# Ranunculus aconitifolius x R. platanifolius (R. x intermediifolius)

#### Italien

xa 34) Alpes Maritimes: Vorderer Talkessel des Valle San Giovanni, 4 km SE Limone Piemonte; Weide entlang dem N-exp. Bach, 1500 m; 30.6.1985, MB und WH (33449); 23.6.1986, MB und WH (10618).

xa 49) Alpes Maritimes: Fontanotta, am Weg 1 km S der Alphütten auf dem Gias Mascarone, 3 km E von Certosa di Pesio; Erlengebüsch entlang des Weidebaches, auf Silikat, 1650 m; 24.6.1986, MB und WH (10653).

#### Schweiz

xa 69) Solothurner Jura: Hasenmatt, 601 000 / 232 250; lichter Wald, 1380 m; 16.6.1984, WH und GM (33850).

xa 85) Wallis: Oberhalb der Strasse beim Sommet de Proz, ca. 4 km NE des Gr. St. Bernhard, 581 100 / 83 000; N-exp. Hochstaudenflur mit Erlengebüsch, 1940 m; 9.8.1985, WH und GM (10145c).

xa 89) Wallis: Tsanton Sarnieu, 500 m E unterhalb Mille, 5 km S Le Châble, Val de Bagnes, 582 750 / 97 700; NE-exp. Weidehang mit Zwergstrauchgebüsch, 1970-2000 m; 24.6.1985, WH und GM (32965).

xa 122) St. Gallen: Am Weg vom Walabütz-Untersäss zum -Mittelsäss, Weisstannental, 739 000 / 203 500; Hochstaudenflur im Wald, 1500-1570 m; 7.7.1984, WH und GM (34205, 34206).

# Ranunculus kuepferi

#### Frankreich

ku 13) Dauphiné: Fontaine de l'Adrait, N Varême, Plateau du Veymont, Vercors; Wiese in einer Waldlichtung, 1510 m; 27.6.1984, MB und WH (34128).

- ku 18) Dauphiné: 1.5 km W La Grangette, SE unterhalb der Rochers de Bure, 12 km NW Gap; Weide, 1820 m; 26.6.1984, MB und WH (34070); 29.6.1985, MB und WH (32981).
- ku 23) Alpes Maritimes: NNE unterhalb der Crête de la Faysse am Montagne de l'Alp, 8 km S St. Etienne-de-Tinée, Rasen, 1830 m; 25.6.1984, MB und WH (34048).
- ku 25) Alpes Maritimes: SW des Tête de Sadour, 5 km E des Mont Mounier; W-exp., z.T. verfestigte Schutthalde, 2200-2220 m; 22.6.1982, MB und WH (82374); 24.6.1984, MB und WH (34021).
- ku 29) Alpes Maritimes: 200 m E der Passhöhe des Col della Perla, 5 km E des Col de Tende; S-exp. Rasen mit Kalkschuttflächen, 2020-2040 m; 31.7.1984, WH und GM (34321); 30.6.1985, MB und WH (33438).
- **ku 30**) Alpes Maritimes: Valmorine, 1 km SE der Passhöhe des Col della Perla, 5 km E des Col de Tende; kalkarmer Rasen, 2020-2040 m; 31.7.1984, WH und GM (34337).

#### Italien

- ku 31) Alpes Maritimes: 1 km N des Col de Tende, 5 km S Limone Piemonte; Rasen, 1800 m; 20.6.1982, MB und WH (82288); 22.6.1984, MB und WH (33959).
- ku 32) Alpes Maritimes: N-Seite des Col de Tende, 5 km S Limone Piemonte; NE-exp. Weidehang mit Erlengebüsch, 1700-1750 m; 22.6.1984, MB und WH (33975-33977); 23.6.1986, MB und WH (10601).
- **ku 34**) Alpes Maritimes: Vorderer Talkessel des Valle San Giovanni, 4 km SE Limone Piemonte; Weiderasen, 1500-1550 m; 19.6.1982, MB und WH (82229, 82232); 23.6.1984, MB und WH (33994, 33995).
- ku 35) Alpes Maritimes: Hinterer Talkessel des Valle San Giovanni, 4 km SE Limone Piemonte; Weiderasen, 1640-1660 m; 19.6.1982, MB und WH (82235, 82243); 22.6.1984, MB und WH (33980, 33981).
- ku 37) Alpes Maritimes: Ca. 200 m SE der Alphütte auf dem Gias soprano del Colle oberhalb des Vallone Cravina, 4 km SW Certosa di Pesio; NE-exp., felsige, teilweise durchflossene Weide auf Silikat, 1930-1950 m; 25.6.1986, MB und WH (10695).
- **ku 40**) Alpes Maritimes: Ca. 500 m SE der Alphütte auf dem Gias soprano del Colle oberhalb des Vallone Cravina, 4 km SW Certosa di Pesio; N-exp., stellenweise verbuschte Weide, 1900 m; 25.6.1986, MB und WH (10698).
- ku 44) Alpes Maritimes: Vallone degli Arpi, 5 km SSW Certosa di Pesio; Weide mit Gebüsch, 1700 m; 21.6.1984, MB und WH (33951).
- **ku 50**) Aostatal: Ca. 2 km SW vom Hospiz des Gr. St. Bernhard, 577 500 / 78 450; Sexp. Weidehang, 2050-2080 m; 8.6.1983, MB und WH (83101).
- **ku 51**) Aostatal: Montagna Baus, ca. 1 km WSW vom Hospiz des Gr. St. Bernhard, 578 000 / 79 400; SE-exp., teilweise durchflossene Alpweide, 2270-2320 m; 19.7.1983, WH und GM (822064); 8.8.1985, WH und GM (10124).
- ku 60) Südtirol: 200 m SW des Seiser Alm Hauses am Südrand der Seiser Alm, 1 km E der Rosszähne, 23 km E Bozen; NE-exp. Weiderasen, 2180-2200 m; 25.7.1985, WH und GM (10009).

#### Schweiz

- **ku 87**) Wallis: Tsanton Sarnieu, E Mille, ca. 5 km S Le Châble, Val de Bagnes, 582 500 / 97 450; Alpweide auf Silikat, 2100-2140 m; 16.7.1984, WH und E. Hsu (34284, 34285); 24.6.1985, WH und GM (32969, 32970).
- ku 95) Wallis: Sorebois, ca. 2.5 km WNW Zinal, 612 000 / 110 500; SE-exp. Rasen, 2450-2800 m; 1.7.1982, MB und A. Leuchtmann (82687).
- **ku 98**) Wallis: Auf dem Weg von Grächen zur Hannigalp, 631 600 / 116 300; beweideter Rasen, 1750-1770 m; 30.5.1982, MB (74262, 791667); 7.6.1984, MB und WH (33830).
- **ku 100**) Wallis: Am Weg vom Hospiz des Simplonpasses Richtung W zum Tochuhorn, 643 800 / 122 100; SE-exp. Rasen, 2160 m; 14.7.1984, WH (34254).

**ku 102**) Wallis: Rotels, E vom Simplonpass-Hospiz, 646 000 / 121 900; Alpweide auf Silikat, 2050 m; 15.7.1984, WH (34276).

**ku 106**) Wallis: S Bifigjini, Zwischbergental, 651 200 / 113 750; Alpweide auf Silikat, 1820-1840 m; 15.7.1984, WH und E. Hsu (34278); 23.6.1985, WH und GM (32924).

ku 110) Wallis: Oberhalb der Strasse von Gletsch auf den Furkapass, 672 300 / 157 500; NW-exp. Weide mit Erlengebüsch, 2000 m; 7.7.1986, WH und D. Marthy (10715).

ku 116) Tessin: Casone, Val Sambuco, 690 100 / 149 100; nährstoffreiche Alpweide, 1730 m; 5.7.1984, WH und GM (34180).

**ku 117**) Tessin: Casone, Val Sambuco, 690 200 / 149 050; Weiderasen, 1730 m; 5.7.1984, WH und GM (34173).

**ku 119**) Tessin: Cadagno di fuori, zwischen dem Lago Ritom und dem Lago Cadagno, Val Piora, 697 100 / 156 000; Weiderasen, 1920 m; 6.7.1984, WH und GM (34201); 22.6.1985, WH und GM (32882).

**ku 120**) Tessin: Pian Murinascia, 1.5 km ENE des Lago Ritom, Val Piora, 698 800 / 155 800; Weiderasen, 2000 m; 6.7.1984, WH und GM (34193).

**ku 128**) Graubünden: Stäcken, E der Wandflue, 1.5 km NW Nufenen, 736 800 / 156 650; S-exp. Weidehang, 2150-2170 m; 3.7.1983, WH und GM (821967); 21.6.1985, WH und GM (32878).

ku 140) Graubünden: Zeblaswiesen, 3 km W Samnaun, 819 200 / 203 250; E-exp. Mulde im alpinen Rasen, 2400 m; 11.7.1985, WH (28617).

ku 144) Graubünden: Salaaser Wiesen, E Planer Salaas, 3 km N Samnaun, 822 400 / 206 200; SW-exp. Rasen, 2360 m; 12.7.1982, WH (82942); 10.7.1985, WH und D. Marthy (28610).

#### Österreich

ku 147) Osttirol: 50 m SW der Schlaitner Tor Hütte auf der Schlaiten Alm, 13 km WNW Lienz; SE-exp. Rasenmulde auf Silikat; 2120 m; 19.7.1985, WH und GM (28749).

# Ranunculus kuepferi x R. aconitifolius; 2n = 16 (R. x lacerus nsubsp. lacerus)

#### Italien

xb 35) Alpes Maritimes: Hinterer Talkessel des Valle San Giovanni, 4 km SE Limone Piemonte; mässig feuchte Weide, 1640-1660 m; 22.6.1984, MB und WH (33982).

xb 37) Alpes Maritimes: Ca. 200 m SE der Alphütte auf dem Gias soprano del Colle oberhalb des Vallone Cravina, 4 km SW Certosa di Pesio; NE-exp., felsige, teilweise durchflossene Weide auf Silikat, 1930-1950 m; 25.6.1986, MB und WH (10678).

# Ranunculus kuepferi x R. aconitifolius; 2n = 40 (R. x lacerus nsubsp. valesiacus)

#### Italien

xb 51) Aostatal: Montagna Baus, ca. 1 km WSW vom Hospiz des Gr. St. Bernhard, 578 000 / 79 400; SE-exp., teilweise durchflossene Alpweide, 2270-2320 m; 19.7.1983, WH und GM (822062, 822065); 8.8.1985, WH und GM (10104).

#### Schweiz

xb 87) Wallis: Tsanton Sarnieu, E Mille, ca. 5 km S Le Châble, Val de Bagnes, 582 500 /

97 450; Alpweide auf Silikat, 2100-2140 m; 16.7.1984, WH und E. Hsu (34286); 24.6.1985, WH und GM (32971, 32972).

xb 119) Tessin: Cadagno di fuori, zwischen dem Lago Ritom und dem Lago Cadagno, Val Piora, 697 100 / 156 000; teilweise durchnässter Weiderasen, 1920 m; 6.7.1984, WH und GM (34202); 22.6.1985, WH und GM (32879, 32885).

# Ranunculus kuepferi x R. platanifolius; 2n = 16 (R. x scissus nsubsp. scissus)

#### Italien

xc 40) Alpes Maritimes: Ca. 500 m SE der Alphütte auf dem Gias soprano del Colle oberhalb des Vallone Cravina, 4 km SW von Certosa di Pesio; am Weg durch die N-exp., felsige, stellenweise verbuschte Weide, 1900 m; 25.6.1986, MB und WH (10696).

# Ranunculus kuepferi x R. platanifolius; 2n = 32, 40 (R. x scissus nsubsp. disjunctus)

#### Frankreich

xc 18) Dauphiné: 1.5 km W La Grangette, SE unterhalb der Rochers de Bure, 12 km NW Gap; nährstoffreiche Stellen in der Alpweide, 1820 m; 26.6.1984, MB und WH (34071); 29.6.1985, MB und WH (32979).

#### Italien

xc 34) Alpes Maritimes: Vorderer Talkessel des Valle San Giovanni, 4 km SE Limone Piemonte; Weide, 1500-1550 m; 19.6.1982, MB und WH (82230, 82233); 23.6.1984, MB und WH (33996).

#### Schweiz

xc 128) Graubünden: Stäcken, E der Wandflue, 1.5 km NW Nufenen, 736 800 / 156 650; E-exp. Weidehang, 2130-2230 m; 3.7.1983, WH und GM (821960); 21.6.1985, WH und GM (32874, 32875).

### Ranunculus seguieri

#### Frankreich

- se 16) Dauphiné: W-Seite des Col de l'Arc, 5 km ENE Villard-de-Lans; NW-exp., steile, z.T. verfestigte Kalkschutthalde, 1620-1660 m; 28.6.1984, MB und WH (34149).
- se 17) Dauphiné: SE unterhalb der Rochers de Bure, 12.5 km NW Gap; E-exp., steile Kalkschutthalde, 1850-1950 m; 26.6.1984, MB und WH (34064).
- se 25) Alpes Maritimes: SW des Tête de Sadour, 2 km N Vignols, 5 km E des Mont Mounier; W-exp., z.T. verfestigte Schutthalde, 2200-2220 m; 22.6.1982, MB und WH (82376); 24.6.1984, MB und WH (34022).
- se 29) Alpes Maritimes: 200 m E der Passhöhe des Col della Perla, 5 km E des Col de Tende; Kalkschuttflächen im S-exp. Rasen, 2020-2100 m; 31.7.1984, WH und GM (34322); 30.6.1985, MB und WH (33431).
- se 30) Alpes Maritimes: Valmorine, 1 km SE der Passhöhe des Col della Perla, 5 km E des

Col de Tende; Kalkschuttflächen im Rasen, 1980-2010 m; 31.7.1984, WH und GM (34348).

#### Italien

- se 53) Südtiroler Dolomiten: 800 m SW unterhalb der Cima di Valbona, 1 km NE des Reiter Jochs (Passo Pampeago), Latemar-Gruppe, 20 km SE Bozen; W-exp., teilweise verfestigte Dolomitschutthalden, 2240-2280 m; 23.7.1985, WH und GM (29918).
- se 55) Südtiroler Dolomiten: 700 m SSW unterhalb der Cima di Valbona, 1.3 km E des Reiter Jochs (Passo Pampeago), Latemar-Gruppe, 20 km SE Bozen; S-exp., teilweise verfestigte Dolomitschutthalde, 2380 m; 22.7.1985, WH und GM (28882).
- se 56) Südtiroler Dolomiten: 700 m S unterhalb der Cima di Valbona, 1.3 km E des Reiter Jochs (Passo Pampeago), Latemar-Gruppe, 20 km SE Bozen; SW-exp., teilweise verfestigte Dolomitschutthalde, 2380 m; 22.7.1985, WH und GM (29914).
- se 58) Südtirol: 100 m SE der Tierser Alplhütte auf dem Tierser Alpljoch, 5 km ESE des Schlerns, 22 km E Bozen; verfestigter silikatreicher Schutt mit Rasenflächen, 2440 m; 25.7.1985, WH und GM (29962).
- se 62) Südtiroler Dolomiten: Montagna Fosse di sopra, 1.5 km SE des Passo di Rolle, 40 km SE Bozen; W-exp., teilweise verfestigte Dolomitschutthalde, 1980 m; 21.7.1985, WH und GM (28855).
- se 63) Südtiroler Dolomiten: 100 m SE des Forcella Nuvolao, zwischen Nuvolao und Monte Averau, 8 km SW Cortina d'Ampezzo; W- und S-exp., teilweise verfestigter Dolomitschutt, 2420 m; 24.7.1985, WH und GM (29940).
- se 64) Sextener Dolomiten: 100 m SSW der Forcella di Lavaredo, E der Drei Zinnen; 15 km NE Cortina d'Ampezzo; SE-exp., teilweise verfestigte Dolomitschutthalde, 2430 m; 20.7.1985, WH und GM (28794).

#### Schweiz

se 111) Obwalden: SW des Höch Gumme, Brienzer Rothorn-Kette, 649 650 / 181 950; SW-exp., steile Mergel-Schutthalde, 2100-2200 m; 15.8.1984, WH und GM (32684). se 114) Obwalden: Biet, ca. 1 km NE des Höch Gumme, Brienzer Rothorn-Kette, 650 600 / 182 950; S-exp., steile Mergel-Schutthalde, 2000-2070 m; 15.8.1984, WH und GM (32657).

#### Österreich

se 149) Osttirol: 300 m W vom Zochen Pass in den Lienzer Dolomiten, 9 km S Lienz; teilweise verfestigte Dolomitschutthalde, 2300 m; 18.7.1985, WH und GM (28658).

#### Ranunculus kuepferi x R. seguieri (R. x yvesii)

#### Frankreich

- xd 24) Alpes Maritimes: 400 m NW der Barre Sud du Mounier, 1 km SSW vom Gipfel des Mont Mounier; Viehweg durch SE-exp. Abhang mit Rasen und Kalkschutt, 2450 m; lebend gesammelt: 26.7.1984, C. Vuille; kult.: 26.3. 16.4.1986, WH (23721).
- xd 25) Alpes Maritimes: SW des Tête de Sadour, 2 km N Vignols, 5 km E des Mont Mounier; W-exp., z.T. verfestigte Schutthalde, 2200-2220 m; 22.6.1982, MB und WH (82375, 82377); 24.6.1984, MB und WH (34023, 34024).
- xd 29) Alpes Maritimes: 200 m E der Passhöhe des Col della Perla, 5 km E des Col de Tende; am Rande von Kalkschuttflächen im Rasen und neben dem steinigen Weg, 2020-2040 m; 30.6.1985, MB und WH (33432, 33436).

#### Ranunculus parnassifolius

#### Italien

pa 53) Südtiroler Dolomiten: 800 m SW unterhalb der Cima di Valbona, 1 km NE des Reiter Jochs (Passo Pampeago), Latemar-Gruppe, 20 km SE Bozen; W-exp., teilweise verfestigte Dolomitschutthalden, 2240-2280 m; 23.7.1985, WH und GM (29919).

pa 54) Südtiroler Dolomiten: 700 m SW unterhalb der Cima di Valbona, 1 km NE des Reiter Jochs (Passo Pampeago), Latemar-Gruppe, 20 km SE Bozen; W-exp., teilweise verfestigte Dolomitschutthalde am Wegrand, 2240 m; 23.7.1985, WH und GM (29921).

pa 55) Südtiroler Dolomiten: 700 m SSW unterhalb der Cima di Valbona, 1.3 km E des Reiter Jochs (Passo Pampeago), Latemar-Gruppe, 20 km SE Bozen; S-exp., teilweise verfestigte Dolomitschutthalde, 2380 m; 22.7.1985, WH und GM (28883).

#### Schweiz

pa 93) Wallis: NE-Rand des Lämmerenbodens, 1 km W des Gemmipasses, 612 500 / 138 500; S-exp., teilweise verfestigte Kalkschutthalde, 2300 m; 9.8.1985, WH und GM (10148).

pa 138) Graubünden: Blais Cuorta, ca. 500 m NNE des Albulapasses, 784 100 / 162 450; S-exp., teilweise verfestigte Kalkschutthalde, 2510 m; 18.8.1985, WH und GM (10244).

#### Österreich

pa 149) Osttirol; 300 m W vom Zochen Pass in den Lienzer Dolomiten, 9 km S Lienz; teilweise verfestigte Dolomitschutthalde, 2300 m; 18.7.1985, WH und GM (28659).

# Ranunculus parnassifolius x R. seguieri; 2n = 24 (R. x digeneus nsubsp. digeneus)

#### Italien

xe 53) Südtiroler Dolomiten: 800 m SW unterhalb der Cima di Valbona, 1 km NE des Reiter Jochs (Passo Pampeago), Latemar-Gruppe, 20 km SE Bozen; W-exp., teilweise verfestigte Dolomitschutthalden, 2240-2280 m; 23.7.1985, WH und GM (29920).

xe 55) Südtiroler Dolomiten: 700 m SSW unterhalb der Cima di Valbona, 1.3 km E des Reiter Jochs (Passo Pampeago), Latemar-Gruppe, 20 km SE Bozen; S-exp., teilweise verfestigte Dolomitschutthalde, 2380 m; 22.7.1985, WH und GM (28881).

#### Österreich

xe 149) Osttirol: 300 m W vom Zochen Pass in den Lienzer Dolomiten, 9 km S Lienz, teilweise verfestigte Dolomitschutthalde, 2300 m; 18.7.1985, WH und GM (28657); kult.: 27.5.1987, MB (31352).

# Ranunculus parnassifolius x R. seguieri; 2n = 40 (R. x digeneus nsubsp. latemarensis)

#### Italien

xe 53) Südtiroler Dolomiten: 800 m SW unterhalb der Cima di Valbona, 1 km NE des Reiter Jochs (Passo Pampeago), Latemar-Gruppe, 20 km SE Bozen; W-exp., teilweise verfestigte Dolomitschutthalden, 2240-2280 m; 23.7.1985, WH und GM (29920).

xe 55) Südtiroler Dolomiten: 700 m SSW unterhalb der Cima di Valbona, 1.3 km E des

Reiter Jochs (Passo Pampeago), Latemar-Gruppe, 20 km SE Bozen; S-exp., teilweise verfestigte Dolomitschutthalde, 2380 m; 22.7.1985, WH und GM (28881); kult.: 28.4.1986, WH (23788).

### Ranunculus pyrenaeus

#### Frankreich

- py 2) Hautes-Pyrénées: 200 m NW des Lac d'Esbarris, Cirque de Troumouse; NE-exp. Rasen, 2130 m; 8.8.1984, WH und GM (32623).
- py 3) Hautes-Pyrénées: 200 m SW des Lac d'Oncet, 1 km SSW des Pic du Midi de Bigorre; NW-exp. Rasen auf Silikat, 2260 m; 7.8.1984, WH und GM (32581).
- py 5) Ariège: 500 m S des Etang de Laurenti, 19 km N Font-Romeu; N-exp. Rasen auf Silikat, 1940 m; 9.7.1984, E. Hsu (34320); 3.8.1984, WH und GM (34459).
- py 8) Pyrénées-Orientales: 4 km WNW Cortal Pujol, Val de Galbe, 15 km N Font-Romeu; N-exp. Rasen auf Silikat, 1980-2020 m; 8.7.1984, E. Hsu (34312); 4.8.1984, WH und GM (32504).
- py 10) Pyrénées-Orientales: An der Strasse durch die Serre de Gorre Blanc, 3.8 km SW des Puigmale d'Err, ca. 15 km S Font-Romeu; S-exp. Rasen auf Silikat, 2480 m; 7.7.1984, E. Hsu (34308); 5.8.1984, WH und GM (32574).
- py 11) Pyrénées-Orientales: W vom Weg 700 m N des Pic du Canigou, 11 km S Prades; steiler Rasen mit Silikatgeröll, 2400-2450 m; 2.8.1984, WH und GM (34394).

# Ranunculus angustifolius

#### Frankreich

- an 5) Ariège: SW des Etang de Laurenti, 19 km N Font-Romeu; torfiger Sumpf am Seeufer, 1930 m; 3.8.1984, WH und GM (34475).
- an 9) Pyrénées-Orientales: N der Strasse durch die Pla de Salinas, 1 km ENE des Cîme de Coume Mourère, 16 km S Font-Romeu; sumpfige Stelle in der Weide, auf Silikat, 2200 m; 5.8.1984, WH und GM (32545).

### Ranunculus alpestris

#### Frankreich

al 2) Hautes-Pyrénées: 200 m NW des Lac d'Esbarris, Cirque de Troumouse; NE-exp. Rasen, 2130 m; 8.8.1984, WH und GM (32629).

#### Schweiz

- al 68) Solothurner Jura: N-Hang der Hasenmatt, 600 900 / 232 370; Kalkfelsen, 1420 m; 16.6.1985, WH und GM (32798).
- al 91) Wallis: An der Strasse zwischen dem Col du Sanetsch und dem See, ca. 1 km NNE der Passhöhe, 588 550 / 132 000; sumpfiges Bachufer, 2110 m; 10.8.1985, WH und GM (10227).
- al 92) Wallis: Am Fusse des Arpelistocks, ca. 1 km NE des Col du Sanetsch, 589 150 / 132 000; NW-exp., verfestigter Kalkschutthang mit lockeren Rasenflächen, 2340 m; 10.8.1985, WH und GM (10203).
- al 93) Wallis: NE-Rand des Lämmerenbodens, 1 km W des Gemmipasses, 612 500 /

138 500; S-exp., teilweise verfestigte Kalkschutthalde, 2300 m; 9.8.1985, WH und GM (10149).

al 112) Obwalden: 400 m NE des Höch Gumme, Brienzer Rothorn-Kette, 650 050 / 182 350; feuchte Weide auf Kalk, 2060 m; 15.8.1984, WH und GM (32683).

al 127) St. Gallen: 50 m S der Bergstation bei Laufböden, ca. 5 km NE des Pizols, 751 950 / 205 100; lockerer Rasen auf Kalk, 2225 m; 20.8.1985, WH und MB (10305). al 138) Graubünden: Blais Cuorta, ca. 500 m NNE des Albulapasses, 784 100 / 162 450; S-exp., teilweise verfestigte Kalkschutthalde, 2510 m; 18.8.1985, WH und GM (10245).

### Ranunculus glacialis

#### Schweiz

gl 83) Wallis: 100 m SW vom Hospiz des Gr. St. Bernhard, 579 100 / 79 650; durchrieselter, verfestigter Silikatschutt, 2450-2470 m; 8.8.1985, WH und GM (10133). gl 103) Wallis: 1 km SE vom Hospiz des Simplonpasses, 646 700 / 121 400; NW-exp., überrieseltes Silikatfelsband, 2300 m; 19.7.1984, WH (34293); 5.7.1986, WH (10704). gl 142) Graubünden: N vom Bergli, 1.5 km E des Paulinerkopfes, Samnaun, 819 900 / 204 100; überrieselter, rötlicher Silikatschutt, 2620-2650 m; 11.7.1985, WH und D. Marthy (28620).

#### Österreich

gl 146) Osttirol: 400 m W der Schlaitner Tor Hütte auf der Schlaiten Alm, 1.5 km N des Gipfels des Rotstein-Berges, 13 km WNW Lienz; N-exp. Silikatschutthalde, 2250 m; 19.7.1985, WH und GM (28730).

# Callianthemum coriandrifolium (Ranunculus rutaefolius)

#### Italien

Cc 59) Südtirol: N-Hang des Grünser Bühel, Seiser Alm; 22 km E Bozen; steiniger, kalkhaltiger Rasen, 2170-2200 m; 25.7.1985, WH und GM (29984).

#### Schweiz

Cc 127) St. Gallen: 50 m S der Bergstation bei Laufböden, ca. 5 km NE des Pizols, 751 950 / 205 100; lockerer Rasen auf Kalk, 2225 m; 20.8.1985, MB und WH (10306).

#### 3. METHODEN

# 3.1. PFLANZENSOZIOLOGISCHE UND ÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN

In Mischbeständen von Eltern- und Bastardtaxa sowie an Standorten reiner Elternpopulationen wurden pflanzensoziologische Aufnahmen der Blüten- und Farnpflanzen vorgenommen. Die Aufnahmeflächen umfassen oft mehrere Aren und liegen in verschiedenen Gebieten der Alpen, wenige im Jura und in den Pyrenäen. Zur Schätzung der Artmächtigkeit wurden die Deckungswerte von Braun-Blanquet (1951) mit 7teiliger Skala übernommen (r, +, 1, 2, 3, 4, 5). Die Nomenklatur der aufgeführten Begleitarten entspricht jener in Hess et al. (1976, 1977, 1980) und, bei darin ausnahmsweise nicht enthaltenen Taxa, jener in Tutin et al. (1964-1980). Kritische Arten sind im Herbarium der ETH Zürich (ZT) hinterlegt.

In den Vegetationstabellen sind die untersuchten Ranunculus-Taxa zuoberst aufgeführt. Darunter sind Trennarten zwischen den verschiedenen Pflanzengemeinschaften zusammengefasst, wobei auch solche mit geringer Stetigkeit berücksichtigt wurden. Die restlichen Begleitarten sind nach abnehmenden Stetigkeiten geordnet. Etliche Taxa sind nur in ein bis zwei Aufnahmen vorhanden; sie werden im Anschluss an die Tabellen beigefügt. Da die meisten Bestände nur einmal aufgenommen wurden, sind die Artenlisten nicht vollständig.

Zum Vergleich der Standorte reiner Eltern mit Bastardstandorten wurden von insgesamt 31 Aufnahmen die Mittel der ökologischen Zeigerwerte von Landolt (1977) berechnet. Diese empirischen Werte mit 5teiliger Skala sind wie folgt definiert:

- F: Feuchtezahl (1: Trockenheitszeiger, 5: Nässezeiger, zusätzlich w: Wechselfeuchtigkeitszeiger)
- R: Reaktionszahl (1: Säurezeiger, 5: Basenzeiger)
- N: Nährstoffzahl (1: Magerkeitszeiger, 5: Überdüngungszeiger)
- H: Humuszahl (1: Rohbodenzeiger, 5: Rohhumus- oder Torfzeiger)
- D: Dispersitätszahl und Durchlüftungsmangelzahl (1: Felspflanzen, 5: Sauerstoffarmutszeiger)
- L: Lichtzahl (1: Schattenzeiger, 5: Lichtzeiger)
- T: Temperaturzahl (1: Hochgebirgspflanzen und arktische Pflanzen, Kältezeiger, 5: Wärmezeiger)

K: Kontinentalitätszahl (1: in ozeanischem Klima, 5: in kontinentalem Klima)

Obwohl diese Zusammenstellung an der Schweizer Flora erarbeitet wurde, sind fast alle im Ausland aufgenommenen Arten darin enthalten und weisen auf gleiche ökologische Verhältnisse hin. Bei der Berechnung wurden sämtliche Arten mit Deckungswert r und + 1mal, solche mit 1 2mal, mit 2 3mal, mit 3 4mal, mit 4 5mal und mit 5 6mal gewichtet.

Für die zusammenfassende Charakterisierung der Standorte wurden die Ergebnisse der mittleren Zeigerwerte durch weitere Beobachtungen ergänzt. Die Ionenkonzentration im Wurzelraum wurde mit dem "Hellige"-pH-Meter gemessen. Weitere ökologische Angaben finden sich in den unter den Kapiteln "Pflanzensoziologisches Verhalten" zitierten Arbeiten.

#### 3.2. ZYTOLOGIE

#### 3.2.1. Chromosomenzahlen

Zur Bestimmung der Chromosomenzahlen wurden Wurzelspitzen verwendet. Diese wurden 3 Stunden in 0.05%iger Colchicinlösung bei Zimmertemperatur vorbehandelt und anschliessend in Äthanol/Eisessig (3:1) während mindestens 24 Stunden im Kühlraum (3°C) fixiert. Zur Aufbewahrung über Monate wurden die fixierten Wurzelspitzen in 70%igen Äthanol übergeführt und bei -20°C gelagert. Zur Färbung der Chromosomen wurden die Wurzelspitzen in Orcein-Lactopropionsäure (DYER 1963) gegeben und darin einen bis mehrere Tage bei 3°C belassen. Vor dem Quetschen in einem Tropfen Orcein-Lactopropionsäure wurden sie bis zum Aufkochen erhitzt.

Die Chromosomenzahlen wurden stets an mehreren Individuen einer Population bestimmt. Pro Pflanze wurden 10-15 Metaphasen ausgewertet.

Für die Aufnahmen wurde ein Zeiss Photomikroskop III mit Immersionsobjektiv (Plan 100 / 1.25 Öl) und Panatomic-X Film (16 DIN) von Kodak verwendet.

#### 3.2.2. Endomitosen

Bei den meisten der untersuchten Taxa, sogar bei solchen mit bereits polyploidem Chromosomensatz, wurden in einzelnen Wurzelspitzen neben Zellen mit

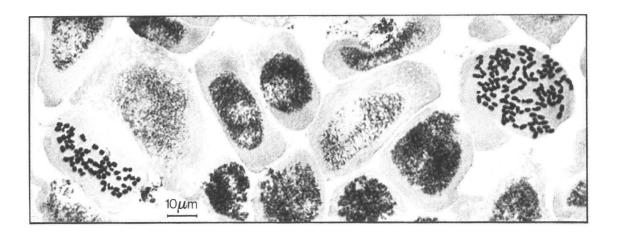


Fig. 1. Endomitose in einer Wurzelspitze von Ranunculus kuepferi x R. platanifolius (Wandflue; xc 128, Kap. 2.2); links: Zelle mit 2n = 5x = 40; rechts: Zelle mit 80 Chromosomen.

Endomitosis in a root tip of Ranunculus kuepferi x R. platanifolius (Wandflue; xc 128, chapter 2.2); left: cell with 2n = 5x = 40; right: cell with 80 chromosomes.

der charakteristischen somatischen Chromosomenzahl zugleich Zellen mit verdoppelter Anzahl Chromosomen festgestellt; so bei Ranunculus alpestris, R. parnassifolius (2n = 4x), R. kuepferi (2n = 2x, 3x, 4x), R. pyrenaeus, R. seguieri, R. parnassifolius x R. seguieri (2n = 5x), R. kuepferi x R. aconitifolius (2n = 2x, 5x), R. kuepferi x R. platanifolius (2n = 4x, 5x: Fig.1), R. kuepferi x R. seguieri (2n = 3x, 4x, 5x), Callianthemum coriandrifolium (2n = 2x). Zusätzlich wurde in einer Wurzelspitze von diploidem R. kuepferi sogar etwa die vierfache Anzahl Chromosomen beobachtet.

Auch Bauer (1954) fand bei R. glacialis in ein und derselben Wurzel Zellen mit 16 respektive 32 Chromosomen.

Um die richtige somatische Chromosomenzahl festzustellen, wurden pro Pflanze mehrere Wurzelspitzen verwendet und mehrere Metaphasen untersucht.

# 3.2.3. Chromosomen-Banding

Mit Hilfe einer Doppelfärbung mit den beiden Fluoreszenzfarbstoffen CMA und DAPI (LEEMANN und RUCH 1983) wurden die Chromosomen von Ranun-

culus aconitifolius, R. platanifolius, R. seguieri sowie von tetraploidem R. kuepferi auf Bandenmuster geprüft. Bei allen untersuchten Taxa sind vor allem DAPI-positive Banden im Centromerbereich der Chromosomen vorhanden. Da eine Karyotypunterscheidung der verschiedenen Arten aufgrund dieser Befunde nicht möglich scheint, wurden die Untersuchungen nicht weitergeführt.

In der Literatur findet man wenige Angaben über Banding-Untersuchungen bei Ranunculus-Arten: Tanaka und Taniguchi (1975) und Taniguchi et al. (1975) stellten an Ranunculus japonicus Thunb. Satelliten-Banden fest. Marks (1976) fand bei R. ficaria L. Bandenmuster vor allem in B-Chromosomen. Banding-Untersuchungen in der Artengruppe des R. polyanthemos L. (Baltisberger 1980) lieferten keine taxonomisch auswertbaren Resultate.

#### 3.3. POLLENUNTERSUCHUNGEN

Jungen Blüten wurden einige Antheren entnommen und in einem Tropfen Karminessigsäure zerdrückt, so dass sich der reife Pollen möglichst homogen im Präparat verteilte. Die normal ausgebildeten, mit Zytoplasma ausgefüllten Pollenkörner färbten sich sogleich rot an; die meist stark deformierten, sterilen Körner hingegen blieben farblos oder färbten sich höchstens stellenweise an; zweifelhafte Fälle waren selten.

Wo nichts anderes angegeben, wurde der Pollen von 10 Pflanzen je Population untersucht (1 Blüte pro Pflanze). Die Blüten stammen zum grössten Teil aus der Natur, nur wenige aus der Kultur im Gewächshaus. Die Werte von Blüten aus Kultur zeigten keinen charakteristischen Unterschied zu solchen vom natürlichen Standort.

Der verwendete Begriff "Pollenfertilität" beinhaltet das Verhältnis gut ausgebildeter und homogen angefärbter Pollenkörner zur Gesamtzahl von mindestens 100 Körnern je Blüte.

Der **Pollendurchmesser** wurde mit einem Messokular 10x und einem Objektiv 40:1 (1 Teilstrich =  $1.6 \mu m$ ) an 20 Pollenkörnern pro Blüte ausgemessen.

### 3.4. BESTÄUBUNGSEXPERIMENTE

Sämtliche Bestäubungen wurden im Gewächshaus durchgeführt.

#### Selbstbestäubungen

Bei Selbstbestäubungen durch blüteneigenen Pollen wurden die Blüten im Knospenstadium in Kunststoffnetzchen eingeschlossen. Nach einigen Tagen wurde der Pollen geplatzter Antheren an den Narben derselben Blüte abgestreift. Bei Selbstbestäubungen durch blütenfremden Pollen derselben Pflanze wurden die blüteneigenen Antheren im noch geschlossenen Zustand entfernt. Dann wurden die Narben sogleich bestäubt und die Blüte mit dem Kunststoffnetzchen umgeben.

#### Fremdbestäubungen

Die jungen blüteneigenen Antheren wurden vor der Bestäubung entfernt und die durch taxoneigenen Pollen bestäubten Blüten anschliessend mit Kunststoffnetzchen geschützt.

Fremdbestäubungen wurden nur bei den Elternarten durchgeführt. Es wurden jeweils zur Hälfte Bestäubungen zwischen Individuen vom gleichen Fundort und zwischen Pflanzen von verschiedenen Fundorten vorgenommen; bei keinem der untersuchten Taxa wurden jedoch gesetzmässige Unterschiede zwischen diesen beiden Fremdbestäubungstypen festgestellt.

### Kreuzungen

Die Kreuzbestäubungen wurden fast immer reziprok durchgeführt. Die blüteneigenen Antheren wurden wiederum entfernt und die Blüten nach der Bestäubung geschützt.

#### 3.5. KEIMUNGSVERSUCHE

Die Früchtchen waren nach 6-9 Wochen ausgereift und zeigten eine gelbe oder bräunliche Färbung. In diesem Zustand wurden sie geerntet und sodann auf ihre vollständige Ausbildung untersucht (Fingerdruck, Auftrieb in Wasser). Dabei wurden öfters normal aussehende Früchtchen ohne Samen festgestellt; diese wurden bei der Auswertung der Experimente nicht mitgezählt. Die geprüften Früchtchen wurden im Kühlraum (+3°C) in luftdurchlässigen Papiertüten aufbewahrt. Im Sommer oder Herbst wurden sie auf Erde ausgesät und mit einer wenige mm dicken Erdschicht zugedeckt. Zur Brechung der Keimruhe wurden die ausgesäten Früchtchen während einiger Monate im Freien überwintert. Die Keimung erfolgte im Frühling meist ein bis drei Wochen nachdem die Aussaaten ins Gewächshaus gebracht wurden. Die Kei-

mungsrate betrug im allgemeinen 50-100%.

Zur Beschleunigung der Keimung wurden an Früchtchen von R. aconitifolius, R. platanifolius und der tetraploiden Sippe von R. kuepferi erfolglos verschiedene Verfahren getestet. Dabei wurden die meist noch grünen Früchtchen teils sofort nach der Ernte (gemäss Hess 1955; Versuche a, b<sub>1</sub>, b<sub>2.1</sub>, b<sub>4</sub>), teils nach ein- bis mehrmonatiger Lagerung bei 3°C (alle Versuche ausser b<sub>4</sub>) verwendet. Pro Versuch und Taxon wurden je 50-300 Früchtchen auf ihre Keimfähigkeit getestet. Die Beobachtungszeit betrug mindestens drei Monate.

#### I) Aussaat auf Erde

Die Aussaaten wurden während der Beobachtungszeit im Gewächshaus feucht gehalten; bei den Versuchen b<sub>5</sub> und c wurde je die Hälfte der Früchtchen während 2 Wochen 4mal mit 0.05% iger Harnstofflösung gedüngt.

- a) ohne Vorbehandlung
- b) Kältevorbehandlungen
  - b<sub>1</sub>) Überwintern im Freien während 2 Monaten
  - b<sub>2</sub>) Vorbehandlung bei 2-3°C während 3 Monaten

 $b_{2,1}$ )

bei Dauerdunkel

 $b_{2,2}$ )

bei Dauerlicht

- b<sub>3</sub>) nach 2wöchigem Stehenlassen im Gewächshaus Vorbehandlung bei 2–3°C während 6 Wochen
  - b<sub>3,1</sub>) bei Dauerdunkel
  - b<sub>3,2</sub>) bei Dauerlicht
- b<sub>4</sub>) nach 4monatigem Stehenlassen im Gewächshaus Vorbehandlung bei 2-3°C und Dauerdunkel während 2 Monaten
- b<sub>5</sub>) Einfrieren in feuchtem Zustand bei -7°C
  - b<sub>5,1</sub>) während 2 Wochen
  - b<sub>5.2</sub>) während 5 Wochen; alle 2 Tage für 5 Stunden auftauen lassen
- c) Beschädigung der Früchtchenschale kombiniert mit Überwintern im Freien während 2 Monaten
  - c<sub>1</sub>) Aufrauhen der Früchtchenschale mit Sandpapier
  - c<sub>2</sub>) Quetschen der Früchtchenschale
  - c<sub>3</sub>) Behandlung mit H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> conc. während 10 Minuten und anschliessendes Spülen in Wasser

#### II) Inkubation in Petrischalen

Die auf Filterpapier feucht gehaltenen Früchtchen wurden je zur Hälfte bei Zimmertemperatur (15 Stunden Licht, 9 Stunden Dunkel) und in der Klimakammer (Bedingungen nach Fossati [1980]: Temperatur bei Tag ca. 20°C, bei Nacht ca. 10°C; Luftfeuchtigkeit 80%; Licht 16 Stunden) inkubiert.

- d) ohne Vorbehandlung
- e) Kältevorbehandlungen
  - e<sub>1</sub>) Vorbehandlung in feuchtem Zustand bei 2-3°C
    - e<sub>1,1</sub>) während 4 Wochen
    - e<sub>12</sub>) während 8 Wochen
    - e<sub>13</sub>) während 12 Wochen
  - e<sub>2</sub>) Einfrieren der Früchtchen in feuchtem Zustand bei -18°C
    - e<sub>21</sub>) während 4 Wochen
    - e<sub>22</sub>) während 8 Wochen
    - e<sub>2,3</sub>) während 12 Wochen
  - e<sub>3</sub>) Inkubation bei Dauerdunkel und abruptem Temperaturwechsel: 6 Stunden bei 2-3°C, 18 Stunden bei 23°C
- f) mechanische Beschädigung der Früchtchenschale in Quarzsand mit einer Schüttelmaschine (Typ LSR, Kühner AG, Basel)
  - h<sub>1</sub>) während 3 Tagen
  - h<sub>2</sub>) während 7 Tagen
  - h<sub>3</sub>) während 14 Tagen
- g) Vorbehandlung mit 5·10<sup>-3</sup> molarer Gibberellinsäure während 6 Tagen (nach Fossati 1980)
- h) Kombination von mechanischer Beschädigung in Quarzsand mit einer Schüttelmaschine während 14 Tagen und Behandlung mit 5·10<sup>-3</sup> molarer Gibberellinsäure während 6 Tagen

In all diesen Versuchen konnte innerhalb von 3 Monaten nur vereinzelt eine Keimung beobachtet werden (Keimungsrate: 0-4%).

Hingegen keimten in den Gruppen des Ranunculus acer L. (Hess 1953) und des R. polyanthemos L. (Hess 1955, Baltisberger 1980) etwa 80-90% der Früchtchen ohne Vorbehandlung innerhalb 4-6 Wochen nach der Aussaat. Fast so hohe Keimungsraten wurden zum Teil auch in der Gruppe des R. alpestris L. erhalten (Fossati 1980, Müller und Baltisberger 1984). In der Gruppe des R. montanus Willd. keimten in dieser Zeit ohne spezielle Behandlung keine bis wenige Früchtchen (Landolt 1954, Fossati 1980, Weilenmann 1981); durch kontinuierliche Gibberellinsäurebehandlung (vgl. ei-

gene Versuche g und h) konnte die Keimung beschleunigt und auf Raten von 10-40% gesteigert werden (DICKENMANN 1982).

### Charakterisierung der Nachkommen

Da von der Ernte der Früchtchen bis zu ihrer Keimung nahezu ein Jahr vergeht und sich die Entwicklung vom Keimling bis zur blühfähigen Pflanze meist über mehrere Jahre erstreckt, kann in den wenigsten Fällen auf Merkmale der Nachkommen eingegangen werden. Immerhin war bei einigen Keimlingsgruppen schon die Form der ersten Blätter typisch. Nur bei Kreuzungen zwischen *R. aconitifolius* und *R. platanifolius* konnten die Chromosomenzahl bereits festgestellt und Beobachtungen über die Fertilität gemacht werden.

# 4. BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL

Enthalten sind die weissblühenden Ranunculus-Arten und ihre natürlichen Bastarde in den mittel- und südwesteuropäischen Gebirgen; ausgenommen sind Bastarde der sect. Ranuncella (Spach) Freyn (verschiedenploide Kombinationen zwischen R. amplexicaulis L., R. parnassifolius L. und R. pyrenaeus L.) aus den Pyrenäen (Vuille 1987), wasserbewohnende Taxa des Subgenus Batrachium (DC.) A. Gray (Cook 1966) sowie zweifelhafte Bastarde (Kap. 9).

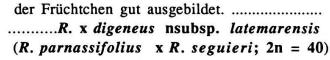
- 1. Blütenboden behaart, oder wenn kahl (nur bei R. angustifolius [4\*] und R. aceto-sellifolius [7]), grundständige Blätter im Umriss nie nierenförmig bis rundlich. Rhizom kurz, knollig bis scheibenförmig, mit seitlich radiär angeordneten, fleischigen Wurzeln.
  - 2. Bei sämtlichen Pflanzen einer Population alle Blätter ganzrandig.
    - - 4. Blütenstiele unter der Blüte dicht, selten locker wollig behaart. Grundständige Blätter schief aufrecht.
    - 3\*. Grundständige Blätter breit lanzettlich bis rundlich, meist gestielt, mit deutlich abgesetzter Spreite.
  - 2\*. Zumindest bei einem grossen Teil der Pflanzen einer Population einzelne oder alle Blätter mit vereinzelten oder zahlreichen Zähnen und oft geteilt.

- 7\*. Grundständige Blätter im Umriss nie pfeilförmig.
  - Grundständige Blätter im Umriss 5-7eckig, tief und regelmässig radiär 3-7teilig.
    - 9. Abschnitte der grundständigen Blätter rhombisch bis lanzettlich, ungeteilt (nur gezähnt) oder grob geteilt. Pflanze meist 15-120 cm hoch und vielblütig. ...........Gruppe *R. aconitifolius* s.l. (11, 11\*, 10\*)
      - 10. Früchtchenansatz regelmässig, 5-25 Früchtchen je Blüte gut ausgebildet.
      - 10\*. Früchtchenansatz unregelmässig, reduziert, meist weniger als 5 Früchtchen je Blüte gut ausgebildet. Blatteilung und Blütenstielbehaarung intermediär bezüglich 11 und 11\*.

- 9\*. Abschnitte der grundständigen Blätter dreieckig (gegen den Grund hin verschmälert) bis rhombisch, fein geteilt. Pflanze 3-15 cm hoch, 1- bis wenigblütig. Kalkhaltiger Felsschutt. .....

  R. seguieri
- 8\*. Grundständige Blätter im Umriss lanzettlich, oval, rundlich, glockenförmig oder fächerförmig; ungeteilt oder unregelmässig 2- bis mehrteilig. Bastarde.
  - 12. Pflanze 20-50 cm, selten 10-20 cm hoch. Grundständige Blätter auf beiden Seiten kahl, selten mit einzelnen Haaren.
    - 13. Grundständige Blätter im Umriss glockenförmig bis oval oder schmal fächerförmig, vorne mit mehreren unregelmässigen, spitzen Abschnitten, an den Seiten oft gezähnt. Früchtchenstand kugelig bis eiförmig; nur selten einzelne Früchtchen gut ausgebildet.
      - 14. Grundständige Blätter im Umriss glockenförmig bis oval, selten schmal fächerförmig; meist 1-2mal so lang wie breit. Blütenstiele locker bis dicht behaart,

selten nur mit einzelnen Haaren; diese Haare zu einem
grossen Teil kürzer als 1 mm
R. x lacerus nsubsp. lacerus
(R. kuepferi x R. aconitifolius; 2n = 16)
14*. Grundständige Blätter im Umriss schmal fächerförmig
seltener glockenförmig; meist 2-3mal so lang wie
breit. Blütenstiele kahl oder mit einzelnen Haaren; die
meisten dieser Haare 1-3 mm lang
R. x scissus nsubsp. scissus
(R. kuepferi x R. platanifolius; 2n=16)
13*. Grundständige Blätter breit lanzettlich, entweder einzelne einzelne
ner Pflanze vor allem im obersten Drittel mit 1-5 Zähnen
(selten eingeschnitten) oder alle ganzrandig. Früchtchen-
stand eiförmig bis zylindrisch; Früchtchenansatz unregel-
mässig, ein Teil der Früchtchen gut ausgebildet.
15. Blütenstiele locker bis dicht behaart; diese Haare meis
1-2 mm lang
R. x lacerus nsubsp. valesiacus
(R. kuepferi x R. aconitifolius; $2n = 40$ )
15*. Blütenstiele mit einzelnen Haaren, selten kahl oder
ziemlich dicht behaart; diese Haare meist 2-3 mm lan
R. x scissus nsubsp. disjunctus
(R. kuepferi x R. platanifolius; $2n = 32, 40$ )
12*. Pflanze 3-20, selten bis 30 cm hoch. Grundständige Blätter auf
der Oberseite locker behaart, selten kahl; auf der Unterseite meis
kahl.
16. Grundständige Blätter im Umriss fächerförmig oder lanzett
lich und gegen die Basis hin allmählich verschmälert.
Früchtchenstand kugelig bis zylindrischR. x yvesii
(R. kuepferi x R. seguieri)
16*. Grundständige Blätter im Umriss glockenförmig bis rund-
lich oder rundlich bis oval lanzettlich, an der Basis abgerur
det bis gestutzt, selten herzförmig. Früchtchenstand stets
kugelig.
17. Grundständige Blätter im Umriss glockenförmig bis
rundlich, zumindest ein Teil bis gegen die Mitte oder
tiefer geteilt, die restlichen nur mit einzelnen Zähnen
oder ganzrandig. Kaum einzelne Früchtchen gut ausg
bildetR. x digeneus nsubsp. digeneus
(R. parnassifolius x R. seguieri; 2n = 24)
17*. Grundständige Blätter im Umriss rundlich bis oval
lanzettlich, meist alle ungeteilt, mit einzelnen Zähnen
oder ganzrandig, selten einzelne Spreiten bis gegen di
MILITE GETELLE HELICATORANGOTO LINERALIMAGGIA ALE LA



- 1\*. Blütenboden kahl; grundständige Blätter im Umriss nierenförmig bis rundlich (gezähnt oder radiär geteilt). Rhizom länglich (selten kurz), zylindrisch, mit unregelmässig angeordneten, derben bis wenig fleischigen Wurzeln.

Die Taxa unter Punkt 1 gehören (mit Ausnahme von R. acetosellifolius Boiss.) in die zwei Ranunculus-Sektionen Ranuncella (Spach) Freyn oder Aconitifolii Tutin. Da neben dem Auftreten von Bastarden auch morphologische Gemeinsamkeiten vorhanden sind (Rhizommerkmale, fast durchwegs behaarter Blütenboden) können die beiden Sektionen zusammengefasst werden (vgl. Kap. 10).

# 5. RANUNCULUS ACONITIFOLIUS L. x R. PLATANIFOLIUS L.

R. aconitifolius und R. platanifolius wurden von frühen Autoren oft für nicht trennbare Sippen derselben Spezies gehalten (Lamarck und De Candolle 1815, Pons 1898, Burnat 1902). Fritsch (1894) und Tralau (1958) untersuchten die beiden Taxa eingehend (wobei sie Tralau in seiner Zusammenstellung der morphologischen Merkmale verwechselte) und stellten sie als getrennte Arten dar. Schon einige frühere Autoren zogen eine mögliche Bastardierung zwischen den beiden Taxa in Betracht (Payot 1882, Briquet 1893, Cavillier 1913-1915). Schumacher (in Seitz 1972) beobachtete schliesslich in seinem Garten zwischen den Elternarten spontan entstandene Bastarde. Im Laufe der eigenen Untersuchungen konnten nun Bastarde in der Natur mehrmals gefunden und in Kultur experimentell hergestellt werden.

#### 5.1. MORPHOLOGIE UND NOMENKLATUR

Die Untersuchungen an umfangreichem Herbarmaterial wurden durch Beobachtungen an lebenden Pflanzen am natürlichen Standort und im Gewächshaus ergänzt. Die eigenen Belege von Eltern und Bastardpflanzen (insgesamt
über 1000 Bogen) sind im Herbarium der ETH Zürich (ZT) deponiert. Die
Diagnose des Bastards (R. x intermediifolius) gilt im wesentlichen für
Pflanzen der F<sub>1</sub>-Generation; durch Rückkreuzungen mit den Elterntaxa
kommt es in der Natur zu fliessenden Übergängen der morphologischen
Merkmale (Introgressionen).

### Ranunculus aconitifolius L. s.l.

Ausdauernd; meist 15-120 cm hoch. Rhizom kurz, ohne Faserschopf, nur mit einzelnen Fasern. Grundständige Blätter mit meist 5-40 cm langen, die Stengelbasis scheidenartig umhüllenden Stielen; Spreiten im Umriss 5-7eckig, tief und regelmässig radiär 3-7teilig, 3-25 cm im Durchmesser; netznervig, kahl oder locker behaart; Abschnitte 1.5-3mal so lang wie breit, in oder über der Mitte am breitesten, ungeteilt und nur mit unregelmässigen, vorwärts gerichteten, spitzen Zähnen oder grob geteilt. Stengel 1; aufrecht, meist reich verzweigt und vielblütig. Stengelblätter viele; die unteren mit bis zu 15 cm langen

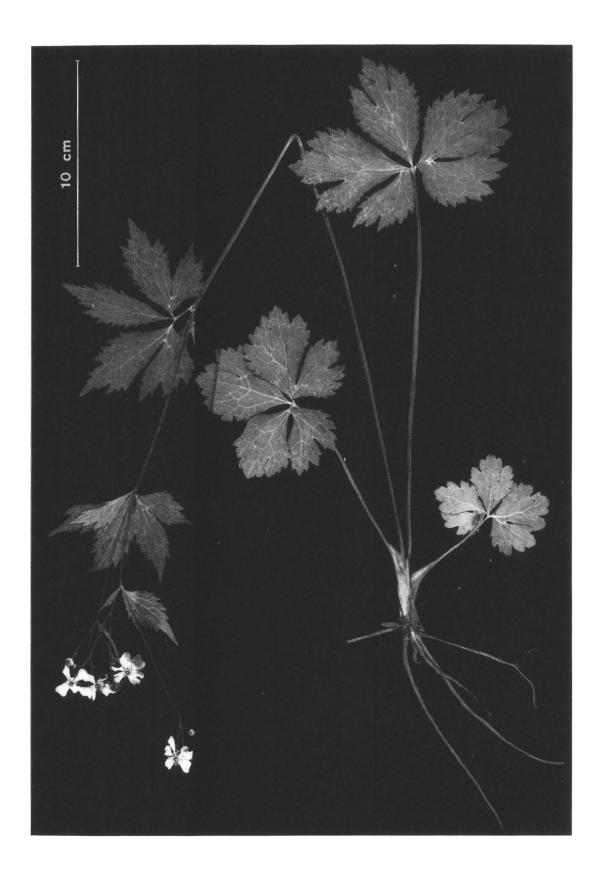


Fig. 2. Ranunculus aconitifolius, Vallone Cravina (ac 42, Kap. 2.2).

Stielen oder sitzend, gleichgestaltet wie die grundständigen Blätter; die oberen sitzend, mit schmalen Abschnitten oder ungeteilt. Blüten 1-3 cm im Durchmesser. Perigonblätter 5, aussen meist purpurrot überlaufen. Honigblätter 5, sämtliche gut ausgebildet; weiss, kahl. Früchtchenstand kugelig. Früchtchen 2.5-4 mm lang (ohne Schnabel) und 2-3 mm breit, im Querschnitt abgeflacht; netzadrig, kahl, mit gekrümmtem Schnabel. Blütenboden behaart.

# a) Ranunculus aconitifolius L. 1753. Sp.Pl. 1, 551. (Fig. 2)

Grundständige Blätter 2-5; Abschnitte rhombisch; der mittlere bis zum Stielansatz frei und meist kurz gestielt. Obere Stengelblätter mit bis nahe zur Spitze gezähnten Abschnitten. Blütenstiele spreizend, kürzer oder bis 3mal so lang wie die zugehörigen Stengelblätter, dicht, selten locker behaart; diese Haare kürzer als 1 mm. Perigonblätter locker bis ziemlich dicht behaart. Früchtchenansatz regelmässig, 5-25 Früchtchen je Blüte gut ausgebildet. Früchtchenschnabel 0.5-1 mm lang. Blüte: Mai-Juli.

# b) Ranunculus platanifolius L. 1767. Mantissa, 79. (Fig. 3)

Grundständige Blätter 1-3; Abschnitte lanzettlich; der mittlere nicht bis zum Stielansatz frei, mit 3-10 mm breiter Basis. Obere Stengelblätter mit nur in der Mitte gezähnten und in eine ganzrandige Spitze ausgezogenen Abschnitten. Blütenstiele fast parallellaufend, 2-5mal so lang wie die zugehörigen Stengelblätter, kahl, selten mit wenigen Haaren; diese Haare mindestens zum Teil 1-2 mm lang. Perigonblätter kahl oder locker behaart. Früchtchenansatz regelmässig, 5-20 Früchtchen je Blüte gut ausgebildet. Früchtchenschnabel 1-1.5 mm lang. Blüte: Juni-Juli.

# c) Ranunculus aconitifolius L. x R. platanifolius L.:

# Ranunculus x intermediifolius Huber, hybr. nov. (Fig. 4)

Hybrida inter Ranunculum aconitifolium L. et R. platanifolium L. Folia radicalia divisionibus rhomboideis ad lanceolatis; divisio mediana basi libera sed plerumque sessilis, vel haud libera et basi ad 5 mm lata. Pedunculi sparse pilosi ad glabri; hi pili plerumque 1 mm haud attingentes. Grana pollinis solum ex parte regularia; nuculae plurimae abortivae. Habitat in montibus Europae centralis et australis.

Holotypus: Italien, Alpes Maritimes: Vorderer Talkessel des Valle San Giovanni, 4 km SE Limone Piemonte; Weide entlang dem N-exp. Bach, 1500 m; 30.6.1985, leg. M. Baltisberger und W. Huber (ZT, Nr. 33449).



Fig. 3. Ranunculus platanifolius, Col de Tende (pl 32, Kap. 2.2).



**Fig. 4.** Ranunculus x intermediifolius (R. aconitifolius x R. platanifolius): experimenteller  $F_1$ -Bastard (ac 50 x pl 145, Kap. 2.2). Ranunculus x intermediifolius (R. aconitifolius x R. platanifolius): experimental  $F_1$ -hybrid (ac 50 x pl 145, chapter 2.2).

Grundständige Blätter meist 2-3; Abschnitte rhombisch bis lanzettlich; der mittlere bis zum Stielansatz frei aber meist ungestielt, oder nicht frei, mit bis zu 5 mm breiter Basis. Obere Stengelblätter mit bis beinahe zur Spitze oder nur in der Mitte gezähnten Abschnitten. Blütenstiele leicht spreizend, 1-5mal so lang wie die zugehörigen Stengelblätter, locker behaart bis kahl; diese Haare meist kürzer als 1 mm. Perigonblätter meist locker behaart. Früchtchenansatz unregelmässig, reduziert, meist weniger als 5 Früchtchen je Blüte gut ausgebildet. Früchtchenschnabel 0.5-1.5 mm lang. Blüte: Juni-Juli.

# Bemerkungen zur Nomenklatur

- Unter dem Sammelnamen R. aconitifolius L. s.l. werden die beiden Arten R. aconitifolius L. s.str. und R. platanifolius L. samt ihrem Bastard R. x intermediifolius Huber zusammengefasst; fehlt die Bezeichnung "s.l.", so handelt es sich stets um R. aconitifolius s.str.
- Typifizierung von R. aconitifolius L. und R. platanifolius L.: Gemäss einer brieflichen Mitteilung von Dr. C. E. Jarvis, Konservator am Linné-Herbarium (in LINN) und am Herbarium des British Museums (BM) in London, stellen wahrscheinlich je 2 Exemplare von R. aconitifolius (in BM [Clifford-Herbarium] und LINN) und von R. platanifolius (in LINN) Syntypen dar. Aufgrund der mitgesandten Photokopien scheinen die vollständigeren Exemplare Nr. 715.28 für R. aconitifolius und Nr. 715.29 für R. platanifolius, beide aus dem Herbarium LINN, als Lectotypen geeignet. Die Blattformen dieser Belege sind für die entsprechenden Arten repräsentativ; zusätzlich müsste die Behaarung der Blütenstiele am Originalmaterial untersucht werden.
- R. aconitifolius x R. platanifolius: Als fragliche Synonyme zu R. x intermediifolius existieren:
  - R. aconitifolius L. var. ambiguus Gaudin 1828. Fl. Helv. 3, 531.
  - R. x hybridus Payot 1882. Fl. Mont-Blanc. 12.
  - Gaudin (1828) fragt sich, ob R. aconitifolius var. ambiguus mit R. platanifolius (aufgeführt unter R. aconitifolius L. var. platanifolius [L.] DC.) übereinstimmt. Im Gaudin-Herbarium in LAU wurde unter dem Namen R. aconitifolius var. ambiguus ein einziger Beleg gefunden; dabei handelt es sich jedoch um ein typisches Exemplar von R. aconitifolius und keinesfalls um einen Bastard.

Für Payot (1882) ist der Ursprung seiner Pflanze nicht eindeutig ("Je crois avoir affaire à une hybride entre le R. aconitifolius et le R. platanifolius ou le R. lacerus, ..."). Gemäss seiner Beschreibung und der geographischen Herkunft der Pflanze (Mont Blanc-Massiv) handelt es sich wahrscheinlich um ein polyploides Taxon der Bastardkombination R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. (Kap. 6) und nicht um R. aconitifolius x R. platanifolius. Der Name R. hybridus Payot ist ohnehin illegitim, da er ein jüngeres Homonym für den als Art gültig beschriebenen R. hybridus Biria (1811) darstellt.

## 5.2. PFLANZENSOZIOLOGIE UND ÖKOLOGIE

## 5.2.1. Pflanzensoziologisches Verhalten

#### R. aconitifolius

Die feuchtigkeitsliebende Art kommt in einem breiten Spektrum mehr oder weniger stark vom Wasser beeinflusster Pflanzengesellschaften vor. R. aconitifolius wächst in Quell- und Rieselfluren wie Caricetum paniculatae und Caricetum frigidae (Höhn 1936, Oberdorfer 1977), in Nasswiesen und Sumpfgesellschaften wie Juncetum effusi und Scirpetum silvatici (BERSET 1969, YERLY 1970, OBERDORFER 1983a) und in Feuchtvarianten der Trisetum flavescens - Fettwiese (Hundt 1985). Er gilt als Charakterart des Polygono-Ranunculetums und des Chaerophyllo-Ranunculetums kommt auch in andern nassen Staudenfluren, so im Junco-Filipenduletum und Valeriano-Filipenduletum vor (YERLY 1970, DIETL 1972, OBERDORFER 1983a). Man findet ihn in nitrophilen Gesellschaften wie dem Rumicetum alpini, dem Petasitetum hybridi (HEGG 1965, RICHARD 1977, OBERDORFER 1983a), in Schneebodengesellschaften des Salicion herbaceae und in Hochstauden- und Auengesellschaften des Adenostylion und Alno-Ulmion (OBERDORFER 1957, 1983b). Die Art tritt auch in verschiedenen, dem Fagetum und Abietetum zugeordneten Waldgesellschaften auf (Ellenberg und KLÖTZLI 1972).

Bei den eigenen Aufnahmen (Tab. 1) handelt es sich um feuchte bis nasse Wiesen- und Staudengesellschaften, in einem Fall (Aufnahme  $d_1$ ) um geschlossene Waldvegetation. Als gute Trennarten, die zusammen mit R. aconitifolius, nicht aber mit R. platanifolius vorkommen, erwiesen sich in erster Linie Caltha palustris, Filipendula ulmaria und Juncus effusus, dazu mit gerin-

gerer Stetigkeit Carex paniculata, Crepis paludosa, Orchis maculata und Veronica beccabunga.

## R. platanifolius

R. platanifolius gilt als eine Charakterart des Betulo-Adenostyletea und ist dabei in Hochstaudenassoziationen wie Alnetum viridis, Adenostylo-Cicerbitetum und Ranunculo platanifolii - Mulgedietum sowie in der Hochgrasflur des Sorbo-Calamagrostietum anzutreffen (Braun-Blanquet 1950 und 1973, Oberdorfer 1957, Lacoste 1975, Vogel 1981). Er geht auch in nitrophile Gesellschaften wie das Peucedano - Cirsietum spinosissimi (Braun-Blanquet 1976) und in nasse Staudenfluren wie das Chaerophyllo-Filipenduletum (Vogel 1981). Man findet die Art auch im Berberidion - Gebüsch (Oberdorfer 1983b) sowie in verschiedenen Waldgesellschaften: im hochstaudenreichen Aceri - Fagetum und Aceri - Salicetum appendiculatae, im Ulmo-Aceretum-Schluchtwald, im Sorbo-Aceretum und Abieti-Fagetum (Oberdorfer 1957, Ellenberg und Klötzli 1972, Pfadenhauer 1973, Richard 1977).

Die eigenen Aufnahmen (Tab. 1) entsprechen verschiedenen Stauden- und Waldgesellschaften. Bemerkenswert ist die Aufnahme  $f_2$  mit fast geschlossenem *Rhododendron ferrugineum* - Bewuchs. Als gute Trennarten, die zusammen mit R. platanifolius, nicht aber mit R. aconitifolius gefunden wurden, ergeben sich (mit abnehmender Stetigkeit): Fragaria vesca, Silene vulgaris, Hieracium murorum s.l., Lilium martagon und Epilobium angustifolium.

# R. aconitfolius x R. platanifolius

Der Bastard (R. x intermediifolius) ist in feuchteren Stauden- und Waldgesellschaften zu erwarten. Im Alnetum viridis und im Aceri-Fagetum beobachtete Oberdorfer (1950) neben R. aconitifolius auch Annäherungsformen an R. platanifolius. Ellenberg und Klötzli (1972) zitieren beide Arten im Aceri-Fagetum und im Abieti - Fagetum polystichetosum.

Zwei eigene Aufnahmen (Tab. 1) enthalten beide Arten gemeinsam mit ihrem Bastard: Die Aufnahme  $a_3$  gleicht in ihrer Artenzusammensetzung eher R. aconitifolius - Gesellschaften; in  $b_3$  hingegen überwiegen deutlich Begleitarten von R. platanifolius.

**Tab. 1.** Pflanzensoziologische Aufnahmen an Standorten von Ranunculus aconitifolius, R. platanifolius und ihrem Bastard R. x intermediifolius (siehe ergänzende Angaben im Anschluss an die Tabelle; Nomenklatur siehe Kap. 3.1).

Anschluss an die Tabelle; Nomenklatur siehe Kap. 3.1).

Phytosociological surveys at habitats of Ranunculus aconitifolius, R. platanifolius, and their hybrid R. x intermediifolius (see complementary statements following the table; nomenclature see chapter 3.1).

	Т	-																		_										7		_
Aufnahme	a	b	ণ	đ	eı	f <sub>1</sub>	91	Ìη	iı	k <sub>1</sub>	11	mη	ող	9	PI	a <sub>2</sub>	bΣ	Q	đ2	e2	f2	92	h <sub>2</sub>	12	k <sub>2</sub>	12	m2	n <sub>2</sub>	တ္	P2	аз	bз
Höhe ü.M. (m)	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1		1	1		1	1	2	1	1	1		1	1	1	1		1	
	4	6	9	5	0	7	2	0	0	0	0	0	4	4	7	8	4	5	1	2	7	3	3 7		7	9	4	3	2		5	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Exposition	N	N	E	E	Œ	NW	N	W	NW	Œ	W	-	N	NE	E	SE	s	E	s	E	ΝE	Æ	N	N	-	E	ΝE	s	N	NE	N :	Œ
Mittlere Neigung (%)	50	15	15	20	10	30	5	50	5	50	<b>7</b> 5	0	3	60	5	35	5	100	5	20	70	35	80	70	0	80	40	10	5	60	30	60
Gesamtdeckungsgrad (%)	200	1	1		1	1	1	1	1			1	1		1		1	1			1	1	1				1	1204			1	
3000 (1000 60 1000)	8	0.77	0	9	0	0	0	0	0	8	9	0	0	8		8	0		9	9	0	0	0	8	8			9	9	8 0		
Mitth and Th	5		4,5		7		۷		7	-	5,5		5		5		5		5,5		4,5		4,5		6		45		5,5		5,5	
Mittleres pH	100	5,5		7		6	•	6	- 50	6,5			3000	5	3	6	,	5	د,د	6		6,5		5					5 4			6
Ranunculus aconitifolius	3	2	3	1	2	4	3	1	4	2	3	3	3	1	4							•						•			+	2
Ranunculus platanifolius			140				•	•								2	3	2	1	2	2	1	2	2	1	1	1	1	1	2	1	1
Ranunculus x intermediifolius		÷	•	٠	•	٠	٠	•	٠	•	•	•	•	•	•	•	•	٠	•		٠	٠	•	٠	٠	•		•	٠	•	3	+
Cirsium palustre	1	1	1			+								•								•	•	•	-		•	•	•			
Myosotis palustris s.l.	1		2				+	+																		•		•				
Juncus effusus	1	1	1		+	1	r		2															•								
Geum rivale	1	1	1	1	2	+	1	1																	+			•				r
Ranunculus repens	1			+	+		+		+	•													•	r								•
Veronica beccabunga	1.			+	1		+		1							ı																
Filipendula ulmaria	2	2	1	1	2	+	1	1				1			- "											57K.5k						•
Taraxacum officinale				+	r			+		1																					+	+
Caltha palustris	1	1	2	+	2	2	1	1	1	2	+	1				ı														.		
Cardamine pratensis s.1.		+		+	+	1																										
Epilobium alsinifolium	١.	1		+				+		+					- 1			*														
Orchis maculata			+	r		+	+	+																								+
Crepis paludosa	١.		1				1	1							3	ı										•						
Rumex acetosa	1.			+	+	1	1.0		1	3.0					-													•				
Chrysosplenium alternifolium	.			+	+						1				- 4	ı																
Geranium robertianum	١.			r	1						r																					
Lathyrus pratensis					+	1	+																•			•						
Poa trivialis	1.				+		+	+	+	•				•																	+	•
Cirsium oleraceum	1.		: ±1		+		1		1		1																					
Juncus inflexus					+		+									1																
Equisetum palustre						***	2	1	2						.000											100		(1) (A)				•
Carex paniculata			•				3	1	+	1					- 3																	
Sorbus aria	1.		•	•	•					•	•	•	•	•	•	2	r	+	r	•			•		•	•	-		•			•
Gentiana lutea								•						17.00			+		1													
Vicia sepium								•								+	+		10	1		•	+	3.50		200		50.63				•
Lilium martagon						•				100							r	+	+			+			1							+
Senecio nemorensis			•	+				•			+					+	r	+	•	+		2			1	•		1	1			1
Polygonatum verticillatum	.		•											•	-	2			+		•				1				+			2
Picea excelsa				2			r	•				•				2	r		+				•	3	r	3		5	2			4
Veronica chamaedrys			200		1	+		(a.c.)							2000	+			•	+			+	+		+	+	1	+			+
Lamium montanum				+												+					•	+			+	+		•				+
Rubus sp.			1					•		•		•	٠	+			1	3	+		1					2				1		+
Vaccinium myrtillus														+			r	+			2			•		1		2	2	1		+
L		3/7			_			_			_	-			_	<u> </u>								_	_			_		_		

**Tab. 1.** (Forts. – continued)

Aufnahme	a <sub>1</sub> b <sub>1</sub> c <sub>1</sub> d	1 e1	f <sub>1</sub>	91 h1	i <sub>1</sub>	k <sub>1</sub>	11	my r	10	Pı	a <sub>2</sub>	b <sub>2</sub>	°2′	d <sub>2</sub>	e <sub>2</sub>	f <sub>2</sub>	92	h <sub>2</sub>	i <sub>2</sub>	k <sub>2</sub>	12	m <sub>2</sub>	n <sub>2</sub>	°2	P2	a <sub>3</sub> b <sub>3</sub>
Acer pseudoplatanus		2.					r					r		r	r		3		+	3	+	•		•		. 2
Larix decidua							٠	. 10				r	٠		٠		٠	+	2	•					+	
Centaurea montana s.1.					•								r	+			+		٠	•				٠		
Euphorbia dulcis							٠	. 0					1	+	1		•	•		r		٠				
Ranunculus grenierianus					•				. +				1			+		1		٠		1		٠		
Luzula sieberi													+			+						٠	+	+	•	. +
Silene vulgaris							٠							r	r	1	+	r	+			r			1	
Fragaria vesca														r	+			+	+	+	1	•	1	+		. +
Epilobium angustifolium														1		1			r				r		+	
Prenanthes purpurea	1				4									1			+						r			. 2
Melica nutans													•	+						r	+					. +
Paris quadrifolia										8 8				+						+				+		. +
Luzula nemorosa								•		9 5					+		•	1							1	
Geum montanum	1				200											1						+			r	
Deschampsia flexuosa					_	1		14				12				r			2			1	1	-	+	
Stellaria nemorum			ē.	100	050			355 584			l.				=		+	1000	8	+	5	35	+	ē:		. +
Cicerbita alpina		•	•		50			120						1	2		+	1000			8	55	1			
Ranunculus lanuginosus	1		٠			•	r	1.00	5 12		·	•	33 <b>9</b> 3	•	*	1350		1	1	115%		8.51	r		58,7	. 1
Poa nemoralis	1		•		•	•	:#E	·•1				•							1			5561	1000		•	' '
Viola biflora	1	•		• •	•	•	•	•			1000	•	2000	•	-	•	•	1		1		1.5	1	2	•	. 1
Hieracium murorum s.l.			•		•	•	٠	•		•						•	•			-10	1	•	1	r	•	. '
Veronica latifolia	1	• •	•		•	•	•									•	•		1	•		•		1	•	· :
Homogyne alpina		• •	٠		() <b>*</b> .						1						٠	•		1	*	(3.5)		*	•	. *
Calamagrostis villosa			•	٠.	•	•	•				1	٠					•	•	•	•	•	1	1	+	7	
Caramagrostis Villosa		• •		• •	•	<u>.</u>	•	•	•	•	Ŀ	•	•	•	•	•	•	•	_		_	•		3	_	
Geranium silvaticum	+ + 2	1 3		1.	100		•	<b>.</b>	3 1	+	+	+	1	1	3	2	+	2	1	1	1	1	+	r		1 1
Rumex arifolius	1 1 1		٠	r 1	•	•	+	٠	. 1	+ +		1	1	•	+	2	+	2	2	+	٠	+	r	٠		2 +
Chaerophyllum villarsii	1 1 +	1 2		1 2	2		+	2	. 1				•	•	*			1	+	2	2	1	r			. 1
Veratrum lobelianum	2		2	. 1	1		+	٠		+			2	٠	•	2	•	2	+	1	•	2	٠	+	r	2 1
Athyrium filix-femina	1 1 1		•		+		+	5 <b>.</b>				r	•			•	•	1		r	1		+	1	1	. 2
Myosotis silvatica		. 1	+						. 1			1	+	1	+	٠	+	+	+	1		1	•	٠		. +
Silene dioeca		. 1		+ +	+			•	. +	+		•	٠	+	+	•		+	1	r		+				. 1
Trollius europaeus				r +				100	1 .	. +		+	+	+			٠	1		r		+	•	r		1 +
Sorbus aucuparia	1 1 +							•					r	r		r			3	2	+			r		. 1
Urtica dioeca	1 2 .	+ +		. +			2		1 .			+	+				2						•			+ .
Saxifraga rotundifolia	1 . 1						1		. 1								+	1		1	1		1	+		. 1
Dactylis glomerata	1			r +	+								+	+	+		+		+					r		1 .
Peucedanum ostruthium	1						2		1 1	+		•				+	+		1	1		1	1	+		١
Alchemilla sp.	1 . 2	+ 1																								. 1
Polygonum bistorta	1			. +																		2		-		1
Adenostyles alliariae	1										1										150			2		
Dryopteris filix-mas	1	١.									1										1	2				: ;
Anthoxanthum odoratum	1			. +			1												ē.	_			853	•	+	
Deschampsia caespitosa	1. 1 +		-	100 A	1	1		+				•		0.00	8	100		21 <b>3</b> 30	12			2			10.76	
Heracleum sphondylium						10	95	190	9 2						•	500	1	•	1	•	•	· • T		•	•	
Alnus viridis				r r	1 3 5 6 1	•	•					r				•			15	1	•	•		•	•	. t
Poa alpina			•		(*)	•		1000		+	1			***	•	1	•	•			•	1	•		•	
Rumex alpinus	+ 1 .	•	*	• •	•		•	•	• •	3		•			•	Ł	•	•		•	٠	Į.	+	*	•	+ +
Alchemilla monticola	1.		1		1						1	٠		•	•	•	+		+	•	•	•	•	•	•	2.
OTCHEMITIC MOUNT ICOID	1	27 9	- 1	120	- 1	02		3500		NO 075	· Labour				200		100	+			2	- 1		+		

Tab. 1. (Forts. - continued)

Aufnahme	an by cy dy ey fy gy hy in ky ly my ny cy py az by cy dy ey fy gy hy i2 ky ly my ny cy py a3 by
Phyteuma spicatum	+ +
Aconitum vulparia s.l.	
Oxalis acetosella	+
Ranunculus nemorosus	1 1
Petasites paradoxus	1 2
Primula elatior	
Fraxinus excelsior	1 r r
Ranunculus acer	
Thalictrum aquilegiifolium	
Streptopus amplexifolius	
Angelica silvestris	1
Rosa sp.	1
Aconitum compactum s.l.	. + 1 +
Rhododendron ferrugineum	. + +
Knautia silvatica	1
Allium ursinum	2 1 4
Fagus silvatica	1
Valeriana officinalis	1
Ajuga reptans	+ + r r
Lysimachia nemorum	1 . 1
Achillea millefolium s.l.	
Cardamine amara	1 2 . +
Potentilla aurea	
Betula sp.	3 . r
Epilobium montanum	1
Equisetum arvense	
Polystichum lobatum	+
Cruciata laevipes	+
Anemone nemorosa	
Alchemilla glabra	1 1
Bartsia alpina	
Bellidiastrum michelii	
Chrysanthemum leucanthemum	
Phleum alpinum	
Stachys silvatica	
Meum athamanticum	
Tussilago farfara	
Ranunculus montanus	
Mercurialis perennis	
Galium odoratum	
Lonicera alpigena	
Carex silvatica	
Achillea macrophylla	
Alchemilla subcrenata	

#### Ergänzende Angaben zu Tab. 1 - Complementary statements to Table 1

- a<sub>1</sub>) Frankreich: Ariège, L'Hospitalet (ac 4, Kap. 2.2); zusätzlich: Cicerbita plumieri 1,
   Crepis lampsanoides 1, Lamium maculatum 1, Poa silvicola 1, Scrophularia nodosa 1, Valeriana pyrenaica 1, Orchis sp. +, Thalictrum minus +, Trifolium pratense +.
- b<sub>1</sub>) Spanien: Pyrénées, Col de Barèges (ac 1); zusätzlich: Hypericum sp. 1, Valeriana pyrenaica +.
- c<sub>1</sub>) Frankreich: Ariège, Laurenti (ac 6); zusätzlich: Abies alba 2, Astrantia major 1, Cicerbita plumieri 1, Epilobium palustre 1, Festuca rivularis 1, Juncus sp. 1, Molopospermum peloponnesiacum 1, Pimpinella major 1, Pinus uncinata 1, Euphorbia villosa +, Galium uliginosum +.
- d<sub>1</sub>) Schweiz: Solothurner Jura, Balmberg (ac 74); zusätzlich: Petasites albus 1, Asplenium viride +, Mycelis muralis +, Heracleum alpinum r, Salix sp. r.
- e<sub>1</sub>) Schweiz: Solothurner Jura, Balmberg (ac 75); zusätzlich: Lysimachia nummularia 1, Ranunculus ficaria +, Rumex obtusifolius +.
- f<sub>1</sub>) Schweiz: Solothurner Jura, Hinterer Weissenstein (ac 73); zusätzlich: Luzula campestris 1, Valeriana dioeca 1, Bellis perennis +, Poa annua +, Trifolium sp. +.
- g<sub>1</sub>) Schweiz: St. Gallen, Weisstannental (ac 123); zusätzlich: Eriophorum latifolium 1, Mentha longifolia 1, Alchemilla gracilis +, Carex hirta +, Cerastium caespitosum +, Epilobium palustre +, Linum catharticum +, Phyteuma betonicifolium +, Pinguicula vulgaris +, Potentilla erecta +, Scirpus silvaticus +, Astrantia major r, Centaurea jacea r, Listera ovata r, Plantago lanceolata r, Vicia cracca r.
- h<sub>1</sub>) Schweiz: Wallis, Oberwald (ac 109); zusätzlich: Leontodon hispidus 1, Linum catharticum 1, Trifolium pratense 1, Carex frigida +, Euphrasia rostkoviana +, Listera ovata +, Rhinanthus alectorolophus +, Rhinanthus angustifolius +, Rhinanthus minor +.
- i<sub>1</sub>) Schweiz: St. Gallen, Boalp (ac 121); zusätzlich: Senecio alpinus 2, Mentha longifolia +, Ranunculus friesianus +, Veronica serpyllifolia +.
- k<sub>1</sub>) Schweiz: Obwalden, Brienzer Rothorn-Kette (ac 113); zusätzlich: Alchemilla reniformis 2, Carex frigida 2, Carex ferruginea 1, Carex fusca 1, Cirsium spinosissimum 1, Gentiana verna 1, Juncus alpinus 1, Alchemilla sp. +, Carum carvi +, Chrysanthemum halleri +, Lotus corniculatus +, Plantago alpina +, Plantago atrata +, Polygonum viviparum +, Veronica bellidioides +.
- Italien: Alpes Maritimes, Certosa di Pesio (ac 43); zusätzlich: Chaerophyllum sp. 1, Impatiens sp. 1, Asperula taurina +, Lunaria rediviva +, Tozzia alpina +, Cardamine bulbifera r, Ulmus scabra r.
- m<sub>1</sub>)Frankreich: Vercors, Villard-de-Lans (ac 14); zusätzlich: Carex elata 2, Cirsium montanum 2, Lysimachia vulgaris 2, Galium album 1, Vicia cracca 1, Alopecurus pratensis +, Equisetum limosum +, Poa pratensis +, Scirpus silvaticus +, Silene flos-cuculi +.
- n<sub>1</sub>) Italien: Alpes Maritimes, Valle San Giovanni (ac 35); zusätzlich: *Chenopodium bonus-henricus* 3, *Ranunculus friesianus* 1.
- o<sub>1</sub>) Schweiz: Wallis, Val de Bagnes (ac 90); zusätzlich: Arabis alpina +, Rumex scutatus +.
- p<sub>1</sub>) Italien: Gr. St. Bernhard, Montagna Baus (ac 51); zusätzlich: Cirsium spinosissimum 1, Gentiana purpurea +, Pedicularis recutita x P. rostrato-spicata r.
- a<sub>2</sub>) Schweiz: Solothurner Jura, Hasenmatt (pl 69); zusätzlich: Cardamine heptaphylla 2,
   Heracleum alpinum 1, Alchemilla sp. +, Hieracium sp. +, Lathyrus vernus +,
   Potentilla sterilis +, Sesleria coerulea +, Viola silvestris +, Daphne mezereum 1,
   Helleborus foetidus 1, Orchis mascula 1.

- b<sub>2</sub>) Frankreich: Vercors, Villard-de-Lans (pl 15); zusätzlich: Hypericum sp. 2, Lathyrus pratensis +, Senecio spathulifolius +, Orchis sambucina r, Salix sp. r.
- c<sub>2</sub>) Italien: Alpes Maritimes, Vallone Cravina (pl 41); zusätzlich: Aegopodium podagraria 1, Carex sempervirens 1, Ajuga pyramidalis +, Anemone ranunculoides +, Arabis allionii +, Arabis pauciflora +, Brassicella montana +, Fritillaria tubiformis +, Juniperus nana +, Myrrhis odorata +, Pulmonaria maculosa +, Rumex scutatus +, Valeriana tripteris +, Viola riviniana r.
- d<sub>2</sub>) Frankreich: Vercos, Plateau du Veymont (pl 13); zusätzlich: *Chaerophyllum* sp. +, Phyteuma sp. +, Ranunculus serpens +, Rubus saxatilis +, Viola silvestris +, Abies alba r, Colchicum autumnale r, Sorbus chamaemespilus r.
- e<sub>2</sub>) Frankreich: Dauphiné, La Grangette (pl 22); zusätzlich: Galium silvaticum 1, Ranunculus aduncus 1, Aquilegia vulgaris +, Arabis hirsuta +, Galium sp. +, Lotus corniculatus +, Melampyrum pratense +, Phyteuma betonicifolium +, Plantago major +, Primula columnae +, Thlaspi alpestre +, Viola sp. +, Acer campestre r, Bunium bulbocastanum r, Cerinthe glabra r, Laburnum alpinum r, Prunus avium r, Ribes uva-crispa r.
- f<sub>2</sub>) Italien: Alpes Maritimes, Valle San Giovanni (pl 36); zusätzlich: Hugueninia tanacetifolia 1, Anthoxanthum alpinum +, Phyteuma ovatum +, Hypericum richeri r, Phyteuma michelii r, Solidago virga-aurea r.
- g<sub>2</sub>) Schweiz: Freiburg, Les Morteys (pl 81); zusätzlich: Chaerophyllum aureum 2, Myrrhis odorata 2, Aconitum paniculatum 1, Geranium lividum 1, Aegopodium podagraria +, Carduus personata +, Delphinium elatum +, Epilobium alpestre +, Laserpitium latifolium +, Lathyrus vernus +, Milium effusum +, Trisetum flavescens +, Arabis alpina r, Pimpinella major r.
- h<sub>2</sub>) Schweiz: Wallis, Zwischbergental (pl 108); zusätzlich: Adoxa moschatellina +,
   Cystopteris fragilis +, Lathyrus sp. +, Majanthemum bifolium +, Poa chaixii +,
   Saxifraga cuneifolia +.
- i<sub>2</sub>) Schweiz: Wallis, Gantertal (pl 104); zusätzlich: Hepatica triloba 1, Luzula nivea 1,
   Arrhenatherum elatius +, Campanula rhomboidalis +, Equisetum silvaticum +,
   Melampyrum silvaticum +, Valeriana tripteris +, Cystopteris fragilis r.
- k<sub>2</sub>) Schweiz: Tessin, Val Lavizzara (pl 118); zusätzlich: Cardamine impatiens +, Cardaus personata +, Aruncus silvester r, Orchis sp. r.
- l<sub>2</sub>) Schweiz: Graubünden, Seewis (pl 132); zusätzlich: Aposeris foetida 1, Lastrea phegopteris 1, Equisetum silvaticum +, Lonicera nigra +, Luzula flavescens +, Orchis sp. r.
- m<sub>2</sub>) Schweiz: Graubünden, Samnaun (pl 145); zusätzlich: Anthoxanthum alpinum 1, Pedicularis recutita 1, Biscutella levigata +, Crocus albiflorus +, Festuca rubra +, Luzula multiflora +, Solidago alpestris r, Trifolium badium r.
- n<sub>2</sub>) Italien: Südtirol, Passo di Rolle (pl 61); zusätzlich: Vaccinium vitis-idaea 2, Potentilla erecta 1, Lastrea dryopteris +, Luzula flavescens +, Melampyrum silvaticum +, Pyrola uniflora +.
- o<sub>2</sub>) Italien: Südtirol, Passo di Lavazè (pl 52); zusätzlich: Lonicera nigra 1, Alchemilla crinita +, Lastrea dryopteris +, Majanthemum bifolium +, Vaccinium vitis-idaea +, Polygonum viviparum r.
- p<sub>2</sub>) Österreich: Osttirol, Schlaiten Alm (pl 148); zusätzlich: Doronicum austriacum 1, Agrostis rupestris +, Festuca picta +, Solidago alpestris +.

- a<sub>3</sub>) Italien: Alpes Maritimes, Valle San Giovanni (xa 34); zusätzlich: Chaerophyllum aureum 1, Ranunculus aduncus 1, Trisetum flavescens 1, Geranium lividum +, Phyteuma ovatum +, Veronica tenella +.
- b<sub>3</sub>) Schweiz: St. Gallen, Weisstannental (xa 122); zusätzlich: Adenostyles glabra 1, Gentiana asclepiadea 1, Tozzia alpina 1, Actaea spicata +, Aruncus silvester +, Bellis perennis +, Carex montana +, Lycopodium selago +, Polystichum lonchitis +, Rubus saxatilis +, Senecio alpinus +, Valeriana tripteris +.

# 5.2.2. Ökologische Zeigerwerte

R. aconitifolius und R. platanifolius unterscheiden sich in ihren ökologischen Ansprüchen bezüglich der Feuchtezahl (F), der Nährstoffzahl (N), der Dispersitätszahl (D) und der Lichtzahl (L); die gemeinsamen Fundorte mit Bastardvorkommen zeigen bezüglich dieser Faktoren Werte in einem intermediären Bereich (Tab. 2).

**Tab. 2.** Mittlere ökologische Zeigerwerte an Standorten von Ranunculus aconitifolius, R. platanifolius und ihrem Bastard R. x intermediifolius (siehe Kap. 3.1). Mean ecological indicator values at habitats of Ranunculus aconitifolius, R. platanifolius, and their hybrid R. x intermediifolius (see chapter 3.1).

Materialherkunft	F	R	N	Н	D	L	Т	K
R. aconitifolius Weisstannental (g <sub>1</sub> , Tab. 1) Valle San Giovanni (n <sub>1</sub> ) Val de Bagnes (o <sub>1</sub> ) Gr. St. Bernhard (p <sub>1</sub> )	3.8	3.1	3.2	3.7	4.7	3.3	2.8	2.7
	3.3	3.0	4.3	3.6	4.2	3.4	2.2	2.7
	3.5	3.1	3.5	3.3	4.0	3.2	2.3	2.7
	3.6	3.0	3.9	3.6	4.3	3.5	2.1	2.7
R. platanifolius Vallone Cravina (c <sub>2</sub> ) La Grangette (e <sub>2</sub> ) Valle San Giovanni (f <sub>2</sub> ) Prättigau (l <sub>2</sub> )	3.1	2.9	3.2	3.5	4.0	2.9	2.6	2.9
	2.8	3.2	3.2	3.3	3.9	3.0	2.9	2.9
	3.2	2.5	3.1	3.7	3.9	3.0	2.3	2.7
	3.2	3.0	3.0	3.6	3.9	2.2	2.6	2.7
R. x intermediifolius Valle San Giovanni (a <sub>3</sub> ) Weisstannental (b <sub>3</sub> )	3.4	3.1	3.8	3.6	4.2	3.3	2.5	3.1
	3.3	3.1	3.3	3.6	4.1	2.5	2.5	2.6

R. aconitifolius besiedelt im allgemeinen feuchtere, nährstoffreichere und weniger gut durchlüftete Böden als R. platanifolius und wächst in weniger schattigen Lagen. An seinen Standorten sind zudem 30-65% der Arten Wechselfeuchtigkeitszeiger, in Beständen mit R. platanifolius hingegen nur 10-30%, bei beiden Bastardaufnahmen etwa 30%. Bezüglich der für den pH-Wert charakteristischen Reaktionszahl (R), der Humuszahl (H), der Temperaturzahl (T) und der Kontinentalitätszahl (K) zeigen die Taxa keine bezeichnenden Unterschiede.

## 5.2.3. Zusammenfassende Charakterisierung des Standortes

#### R. aconitifolius

wächst an feuchten bis nassen oder wechselfeuchten Standorten, oft am Rande von Wasserläufen. Man findet ihn über silikat- sowie kalkreicher Unterlage auf sauren bis basischen (pH 4.5-7), nährstoff- und ziemlich humusreichen, tonigen bis lehmigen, meist schlecht durchlüfteten Böden. Er wächst im Halbschatten oder Vollicht in der montanen bis subalpinen, selten in der kollinen oder alpinen Stufe.

## R. platanifolius

wächst auf mässig trockenen bis feuchten Böden über silikat- sowie kalkreicher Unterlage. Die Böden sind sauer bis basisch (pH 4.5-6.5), zeigen einen mittleren Nährstoff- und einen ziemlich hohen Humusgehalt, sind recht gut durchlüftet und oft steinig. Er besiedelt Schatten- und Halbschattenlagen in der montanen bis subalpinen Stufe.

# R. aconitifolius x R. platanifolius

Bastarde finden sich an Übergangsstandorten zwischen typischen R. aconitifolius- und R. platanifolius-Habitaten, meist in unmittelbarer Nähe beider Eltern: So wächst R. x intermediifolius im Bereich zwischen Bachufer und Weide (Valle San Giovanni, xa 34, Kap. 2.2; Aufnahme a<sub>3</sub>, Tab. 1), in bachangrenzendem Erlengebüsch (Gias Mascarone, xa 49), in feuchteren, mit Zwergsträuchern durchsetzten Hochstaudenfluren (Gr. St. Bernhard, xa 85 und Val de Bagnes, xa 89) sowie in lokal vernässten Wäldern (Hasenmatt, xa 69 und Weisstannental, xa 122, Aufnahme b<sub>3</sub>).

Bastarde können je nach Grösse der Kontaktzone ihrer Eltern umfangreiche Bestände bilden. Ein grosser Teil der hybridogenen Exemplare stellt Rückkreuzungen dar, die durch fliessende Übergänge (Genintrogressionen) mit den Elternarten verbunden sind.

Die Hauptblütezeit von *R. aconitifolius* ist etwa 2 Wochen früher als jene von *R. platanifolius*. Wegen der Vielzahl an Blüten und der natürlichen Streuung der Blütezeiten innerhalb einer Population sind trotzdem Bastardierungen möglich. Die Blütezeit der Bastarde ist oft intermediär, was auch Schumacher (in Sertz 1972) beobachtete.

# 5.3. GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG (Fig. 5)

#### R. aconitifolius

ist in Mittel- und Südeuropa verbreitet (TRALAU 1958): mittel- und nordspanische Gebirge, Pyrenäen, mittelfranzösische Gebirge und Vogesen, Belgien, deutsche Gebirge und östlich anschliessende Gebiete bis Böhmen; Jura, Alpen, Nordapennin (PIGNATTI 1982), isoliert in Bosnien.

#### R. platanifolius

hat eine weite europäische Verbreitung mit zwei deutlich getrennten Arealen (Tralau 1958, Hulten und Fries 1986). 1. Mittel- und Südeuropa: nordspanische Gebirge und Pyrenäen, mittelfranzösiche Gebirge und Vogesen, Belgien, deutsche und östlich anschliessende Gebirge inklusive Karpaten; Jura, Alpen, Korsika, Sardinien, Apennin, Gebirge der Balkanhalbinsel. 2. Westskandinavien.

#### R. aconitifolius x R. platanifolius

Die nachgewiesenen Fundorte von R. x intermediifolius liegen in den Alpen und im Jura. Bastarde dürften auch in andern Gebieten des gemeinsamen Verbreitungsareals der Eltern auftreten, so in den Pyrenäen, den mittelfranzösischen Gebirgen, den Vogesen und den deutschen Gebirgen.

#### 5.4. CHROMOSOMENZAHLEN

Von mehreren Fundorten wurden jeweils 5 Pflanzen pro Taxon untersucht.

#### R. aconitifolius (Tab. 3, Fig. 13)

Die Chromosomenzählungen an Pflanzen von elf Fundorten ergaben einheitlich 2n = 2x = 16. Dies stimmt mit den meisten Literaturangaben überein; daneben wird an drei Stellen die Zahl 2n = 14 angegeben, die jedoch mit gros-

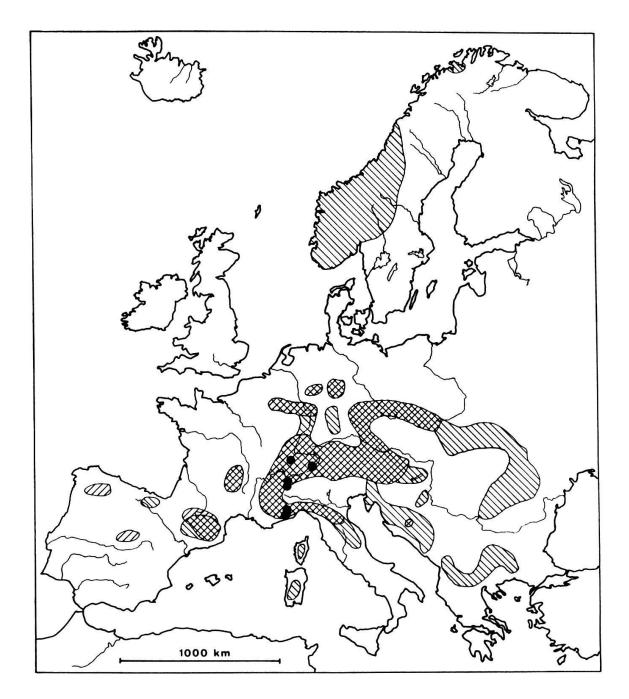


Fig. 5. Geographische Verbreitung von Ranunculus aconitifolius, R. platanifolius und Fundorte von ihrem Bastard R. x intermediifolius.

Geographical distribution of Ranunculus aconitifolius, R. platanifolius and localities of their hybrid R. x intermediifolius.

- R. aconitifolius (nach TRALAU 1958, PIGNATTI 1982)
- R. platanifolius (nach Tralau 1958, Hulten und Fries 1986)
- Gemeinsames Elternareal common area of the parents
  - R. x intermediifolius; Alpes Maritimes: Valle San Giovanni (xa 34, Kap. 2.2), Gias Mascarone (xa 49); Solothurner Jura: Hasenmatt (xa 69); Wallis: Gr. St. Bernhard (xa 85), Val de Bagnes (xa 89); St. Gallen: Weisstannental (xa 122)

**Tab. 3.** Chromosomenzählungen an Ranunculus aconitifolius. Chromosome counts on Ranunculus aconitifolius.

Zählungen aus der Literatur – counts from the literature										
Materialherkunft	Autoren	2n								
nicht angegeben	Langlet 1927	16								
nicht angegeben	Larter 1932	16								
nicht angegeben	Gregory 1941	14								
Österreich (nach HESS et al. 1977)	MATTICK in TISCHLER 1950	16								
nicht angegeben										
Schweiz: Kleine Scheidegg	16									
Schweiz: Brienzer Rothorn	14									
nicht angegeben	Kurita 1957	14								
nicht angegeben	Gagnieu 1965	16								
Schweiz: Graubünden	Gregson 1965	16								
Schweiz: St. Gotthard	ZICKLER 1967	16								
Frankreich: Vogesen	SEITZ 1972	16								
BRD: Sauerland	SEITZ 1972	16								
BRD: Schwarzwald	SEITZ 1972	16								
BRD: Bayern	SEITZ 1972	16								
Österreich: Vorarlberg	SEITZ 1972	16								
Österreich: Tirol	16									
nicht angegeben	16									
Eigene Untersuchungen – own investige	ations									
Materialherkunft		2n								
Frankreich: Ostpyrenäen (Ariège), Lau:	renti, 1940 m (ac 5, Kap. 2.2)	16								
Italien: Alpes Maritimes, Valle San Gio		16								
Italien: Alpes Maritimes, Vallone Cravi	The state of the s	16								
Italien: Alpes Maritimes, Certosa di Pes		16								
Italien: Aostatal, Gr. St. Bernhard, 205		16								
Italien: Aostatal, Gr. St. Bernhard, 2270 m (ac 51)										
Italien: Aostatal, Gr. St. Bernhard, 2270 m (ac 51) Schweiz: Solothurner Jura, Vorröti, 1150 m (ac 74)  16										
Schweiz: Wallis, Val de Bagnes, 2100	m (ac 87)	16								
Schweiz: Zug, Zugerberg, 1000 m (ac 1	15)	16								
Schweiz: Tessin, Val Piora, 1920 m (ac	: 119)	16								
Schweiz: Graubünden, Davos, 2200 m (ac 135)										

**Tab. 4.** Chromosomenzählungen an Ranunculus platanifolius. Chromosome counts on Ranunculus platanifolius.

nicht angegeben GAGNIEU	950 950 954 954 1958 Fin Löve und Löve 1961	2n 14 16 16 16 16 16 14							
Polen: West-Karpaten Polen: Tatra (3 Fundorte) Polen: West-Karpaten Polen: West-Karpaten Polen: Tatra (5 Fundorte)  nicht angegeben Schweden: Storlien nicht angegeben GAGNIEU	950 950 954 954 1958 Fin Löve und Löve 1961 1965	16 16 16 16 14 16							
Polen: Tatra (3 Fundorte) Polen: West-Karpaten Polen: Tatra (5 Fundorte)  nicht angegeben Schweden: Storlien nicht angegeben GAGNIEU	950 954 954 1958 Fin LÖVE und LÖVE 1961 1965	16 16 16 14 16							
Polen: West-Karpaten Polen: Tatra (5 Fundorte) nicht angegeben Schweden: Storlien nicht angegeben BAUER 19 BAUE	954 954 1958 in Löve und Löve 1961 1965	16 16 14 16							
Polen: Tatra (5 Fundorte)  nicht angegeben  Schweden: Storlien  nicht angegeben  BAUER 19  TRALAU 1  LANGLET  GAGNIEU	954 1958 in Löve und Löve 1961 1965	16 14 16							
nicht angegeben TRALAU 1 Schweden: Storlien LANGLET nicht angegeben GAGNIEU	1958 Fin Löve und Löve 1961 1965	14 16							
Schweden: Storlien LANGLET nicht angegeben GAGNIEU	in Löve und Löve 1961 1965	16							
nicht angegeben GAGNIEU	1965	0.000							
3.8									
Norwegen: Riiskeriid I HNGEISK	ION lind KNAREN 19/1	14							
		16							
Jugoslawien: Slowenien LOVKA et	AND SOME MANUAL MANUAL CONTROL OF THE SAME	16							
Frankreich: Ain SEITZ 197		16 16							
Frankreich: Vogesen SEITZ 197 Belgien: Hohes Venn SEITZ 197	T. P. C.	16							
201810111 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	A in MAJOVSKY et al. 1974	16							
USSR: West-Ukraine AGAPOVA		16							
	und Visona 1982	16							
The state of the s	und Sekovski 1982	16							
Italien: Veneto D'OVIDIO et al. 1986									
Eigene Untersuchungen – own investigations  Materialherkunft									
Frankreich: Ostpyrenäen (Ariège), Laurenti, 160		16							
Frankreich: Dauphiné, La Grangette, 1800 m (pl		16							
Italien: Alpes Maritimes, Valle San Giovanni, 150		16							
Italien: Alpes Maritimes, Vallone Cravina, 1900 r	1300 150 150	16							
Italien: Alpes Maritimes, Vallone degli Arpi, 1700		16							
Schweiz: Solothurner Jura, Hasenmatt, 1380 m (	pl 69)	16 16							
Schweiz: Wallis, Zinal, 2000 m (pl 96)									
Schweiz: Graubünden, Nufenen, 1900 m (pl 129	"	16							
Schweiz: Graubünden, Sufers, 1800 m (pl 130)		16							
Schweiz: Graubünden, Seewis, 1290 m (pl 132)		16							
Schweiz: Graubünden, Samnaun, 1940 m (pl 145)  Jugoslawien: Montenegro, Marica, 1250 m (pl 150)  16									

ser Wahrscheinlichkeit auf Verwechslungen des Untersuchungsmaterials beruht (bei mindestens zwei der drei abweichenden Zählungen wurden die Pflanzen aus Früchtchen gezogen). GAGNIEU (1965) und ZICKLER (1967) bestimmten die Chromosomenzahl in der Meiose (n = 8). Alle andern Zählungen beruhen vermutlich auf Mitoseuntersuchungen.

## R. platanifolius (Tab. 4, Fig.13)

Eigene Chromosomenzählungen an Pflanzen von elf verschiedenen Fundorten ergaben einheitlich 2n = 2x = 16. Diese Zahl stimmt mit den meisten bisherigen Angaben aus verschiedenen Regionen des Verbreitungsareals überein. Daneben findet man auch hier die Zahl 2n = 14; wahrscheinlich liegen dabei, wie bei den entsprechenden Angaben über R. aconitifolius, Verwechslungen des Untersuchungsmaterials vor. Langlet nimmt selber seine abweichende Zahl später wieder zurück (Tischler 1950). Die Zählung n = 7 von Gagnieu (1965) beruht auf Meioseuntersuchungen.

## R. aconitifolius x R. platanifolius

Die Zählungen an Pflanzen aus 2 natürlichen Bastardpopulationen sowie an  $10 \, F_1$ -Bastarden aus experimentellen Kreuzungen (5 mit R. aconitifolius und 5 mit R. platanifolius als Mutterpflanzen) ergaben die gleiche Zahl wie bei den Elternarten:

I: Alpes Maritimes, Valle San Giovanni, 1500 m (xa 34, Kap. 2.2)	2n = 16
CH: Wallis, Val de Bagnes, 1970 m (xa 89)	2n = 16
Experimentelle F <sub>1</sub> -Bastarde	2n = 16

Bei den meisten in der Natur gesammelten Pflanzen handelt es sich wahrscheinlich nicht um Bastarde der F<sub>1</sub>-Generation, sondern um Rückkreuzungen.

#### 5.5. POLLENUNTERSUCHUNGEN

## 5.5.1. Pollenfertilität (Fig. 6)

Der Anteil gut ausgebildeter Pollenkörner der meisten Reinpopulationen von R. aconitifolius und R. platanifolius beträgt im Populations-Mittel 80-100%; Pflanzen mit einer Pollenfertilität von weniger als 60% sind äusserst selten. Ähnliche Werte wurden schon von Briquet (in Burnat 1892) für R. aconitifolius angegeben.

In Bastardpopulationen von R. aconitifolius x R. platanifolius schwankt die durchschnittliche Pollenfertilität zwischen 25 und 60%; die individuellen Werte reichen von 0 bis fast 100%. Bei experimentellen Bastarden wurden im Mittel sogar weniger als 20% normal entwickelte Pollenkörner festgestellt. Die verminderte Pollenfertilität bei R. x intermediifolius lässt sich durch meiotische Störungen erklären; denn nach Seitz (1972) sind die Karyogramme von R. aconitifolius und R. platanifolius bezüglich zweier Chromoso-

meiotische Störungen erklären; denn nach SEITZ (1972) sind die Karyogramme von *R. aconitifolius* und *R. platanifolius* bezüglich zweier Chromosomenpaare verschieden. Meiosen wurden jedoch nicht untersucht. Ähnlich wie die Pollenfertilität ist auch der Früchtchenansatz an Bastarden stark reduziert (Kap. 5.1., 5.6).

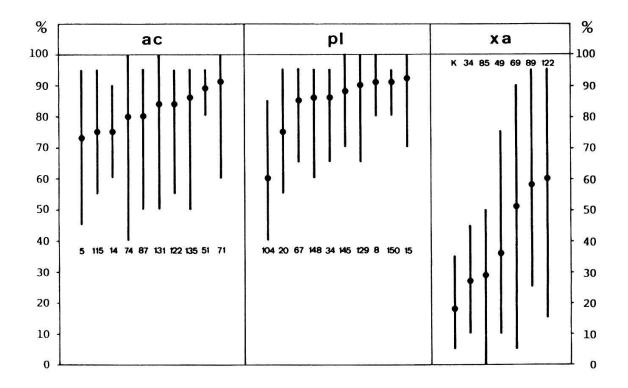


Fig. 6. Pollenfertilität von Ranunculus aconitifolius (ac), R. platanifolius (pl) und ihrem Bastard R. x intermediifolius (xa). Jeder Punkt bezeichnet den Mittelwert, jeder Balken den Streuungsbereich von je 10 Pflanzen derselben Population. Die Nummern beziehen sich auf die Fundorte der Populationen (Kap. 2.2). K: 10 experimentelle  $F_1$ -Bastarde (7 Kreuzungen mit R. aconitifolius, 3 mit R. platanifolius als Mutterpflanzen). Pollen fertility of Ranunculus aconitifolius (ac), R. platanifolius (pl), and their hybrid R. x intermediifolius (xa). Each solid circle marks the mean value, each bar the range of 10 plants of the same population. The numbers refer to the localities of the populations (chapter 2.2). K: 10 experimental  $F_1$ -hybrids (7 crosses with R. aconitifolius, 3 with R. platanifolius as mother plants).

Bei den untersuchten Pflanzen aus den Bastardpopulationen handelt es sich wohl meist um (mehrfache) Rückkreuzungen. Experimentelle F<sub>1</sub>-Bastarde zeigen die niedrigste Pollenfertilität. Rückkreuzungen bewirken offensichtlich wieder eine Erhöhung der Fertilität, was die grossen individuellen Unterschiede innerhalb natürlicher Bastardpopulationen erklärt.

Neben den genetischen Voraussetzungen können ökologische Faktoren und ebenso der Entwicklungszustand der Pflanzen einen Einfluss auf die Pollenausbildung haben; so wurden an den sich am Ende der Blütezeit entwickelnden Blüten von *R. platanifolius* vom Gantertal (pl 104, Fig. 6) und an Bastardpflanzen vom Gr. St. Bernhard (xa 85) besonders tiefe Fertilitätswerte festgestellt.

Andere diploide Ranunculus-Bastarde von Eltern gemeinsamer Verwandtschaftsgruppen zeigen eine ebenso hohe Fertilität wie ihre Eltern: R. acer L. x R. friesianus Jordan (Hess 1953), Bastarde aus der Gruppe des R. polyanthemos L. (Hess 1955, Baltisberger 1980) sowie aus der Sektion Ranuncella (Spach) Freyn (Küpfer 1974, Vuille 1987). In den Artengruppen des R. montanus Willd. (Landolt 1954, 1956) und des R. alpestris L. (Müller und Baltisberger 1984) gibt es sowohl diploide Kombinationen mit unreduzierter als auch solche mit stark reduzierter Fertilität. Diploide Bastarde von Eltern aus verschiedenen Gruppen sind reduziert fertil bis nahezu steril: R. bulbosus L. s.l. x R. polyanthemos L. s.l. (Baltisberger 1981), R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. (Kap. 6.5, 6.6), R. kuepferi x R. seguieri (Kap. 7.5, 7.6).

#### **5.5.2. Pollendurchmesser** (Tab. 5)

Die Durchmesser der Pollenkörner von Eltern und Bastarden schwanken im Populationsmittel in einem gemeinsamen Bereich von 25-28  $\mu$ m und zeigen eine geringe Grössenvariation. Deutlich überdimensionierte Körner mit einem Durchmesser von 34-38  $\mu$ m, welche auf einen unreduzierten Chromosomensatz hindeuten, wurden bei Eltern und Bastarden sehr selten beobachtet.

**Tab. 5.** Pollendurchmesser von Ranunculus aconitifolius, R. platanifolius und ihrem Bastard R. x intermediifolius.

Diameter of pollen of Ranunculus aconitifolius, R. platanifolius, and their hybrid R. x intermediifolius.

Maradalla da a G	Pollendurchmesser (µm)					
Materialherkunft	Mittel- wert	Standard- abweichung				
R. aconitifolius Gr. St. Bernhard (ac 51, Kap. 2.2) Balmberg (ac 74) Weisstannental (ac 122)	26.2 28.1 26.0	± 1.7 ± 2.0 ± 1.7				
R. platanifolius Val de Galbe (pl 8) Valle San Giovanni (pl 34) Nufenen (pl 129)	25.0 25.8 26.4	± 1.7 ± 2.2 ± 1.9				
R. x intermediifolius  Hasenmatt (xa 69)  Val de Bagnes (xa 89)  Weisstannental (xa 122)	26.4 26.2 25.6	± 2.6 ± 2.1 ± 1.9				

#### 5.6. BESTÄUBUNGSEXPERIMENTE

## 5.6.1. Selbstbestäubungen

Je 20 Blüten von *R. aconitifolius* und *R. platanifolius* wurden zur einen Hälfte durch blüteneigenen, zur andern durch blütenfremden Pollen derselben Pflanze bestäubt. Zwischen den beiden Selbstbestäubungsverfahren wurden keine charakteristischen Unterschiede beobachtet. Bei *R. aconitifolius* entwickelten sich in 3 Blüten nur insgesamt 4 Früchtchen, von denen 2 keimten. Bei *R. platanifolius* entstanden in 6 Blüten insgesamt 9 Früchtchen, wobei von 7 ausgesäten deren 5 keimten. Beide Arten sind also hochgradig selbststeril.

## 5.6.2. Fremdbestäubungen

An beiden Elterntaxa wurden 20 Fremdbestäubungen ausgeführt. Bei R.

aconitifolius entstanden in 17 bestäubten Blüten insgesamt 89, bei R. platanifolius in 18 Blüten 143 Früchtchen. 60-70% der ausgesäten Früchtchen keimten. Die Früchtchenbildung bei experimentellen Fremdbestäubungen ist durchschnittlich geringer als in der Natur; dies kann auf die nur einmalige Pollenübertragung im Experiment zurückgeführt werden.

## 5.6.3. Kreuzungen

Neben reziproken Kreuzungen zwischen R. aconitifolius und R. platanifolius wurden auch reziproke Rückkreuzungen der experimentellen Bastarde mit beiden Eltern durchgeführt (Tab. 6).

Die Bastardierung zwischen den Elterntaxa scheint praktisch ungehindert möglich. Die gezogenen Bastarde haben intermediäre Merkmale (Kap. 5.1), sind also sexuell entstanden. Alle untersuchten Hybridpflanzen erwiesen sich wie die Elternarten als diploid (Kap. 5.4) und zeigten eine verminderte Pollenfertilität (Kap. 5.5).

Bei Rückkreuzungen ist die Früchtchenbildung nur leicht reduziert, wenn die Elternarten als Mutterpflanzen und die experimentellen Bastarde als Pollenspender gewählt werden; in der umgekehrten Kombination werden jedoch nur noch wenige Früchtchen hervorgebracht. Dies hängt vermutlich damit

**Tab. 6.** Reziproke Kreuzungen zwischen Ranunculus aconitifolius und R. platanifolius und reziproke Rückkreuzungen experimenteller Bastarde (R. acon. x R. platan.). Reciprocal crosses between Ranunculus aconitifolius and R. platanifolius and reciprocal back-crosses of experimental hybrids (R. acon. x R. platan.).

Kombination  Q  T	Be- stäubte Blüten	Blüten mit Früchtchen- bildung	Total gebildete Früchtchen	Keimungsrate der ausgesäten Früchtchen (%)
R. aconitifolius x R. platanifolius R. platanifolius x R. aconitifolius	10 10	10 10	67 67	56 48
R. aconitifolius x (R. acon. x R. platan.) (R. acon. x R. platan.) x R. aconitifolius	5 5	5 3	17 5	
R. platanifolius x (R. acon. x R. platan.) (R. acon. x R. platan.) x R. platanifolius	5 5	5 4	30 6	

zusammen, dass die reduzierte Pollenfertilität bei Bastarden durch den Pollenüberschuss beim Bestäuben weitgehend kompensiert wird, während sich Störungen in der Meiose der relativ wenigen Embryosackmutterzellen letal auswirken.

Ein deutlich verminderter Früchtchenansatz wurde auch von Schumacher (in Seitz 1972) an spontan entstandenen Bastarden beobachtet. Mehrfache Rückkreuzungen scheinen in der Natur die Regel zu sein (Kap. 5.1).

# 6. RANUNCULUS KUEPFERI GREUTER & BURDET x R. ACONITIFOLIUS L. s.l.

Nach der Beschreibung von Ranunculus lacerus als eigenständige Art aus den Alpes Maritimes (Bellardi 1791) entstanden in der Folge entgegengesetzte Meinungen über den Ursprung des sonderbaren Taxons. Einige Autoren erklärten es zwar als Bastard zwischen R. kuepferi und R. aconitifolius (REICHENBACH 1839-1840, BURNAT 1892, ROUY 1895a, OZENDA 1953, KÜPFER 1974). Kerner (1888) und Freyn (1890) hingegen verwarfen die Möglichkeit einer solchen Kreuzung und hielten R. lacerus für eine üppige Form des R. kuepferi. Ebenso wurden weniger deutliche Annäherungsformen von R. kuepferi an R. aconitifolius und an R. platanifolius aus dem Wallis und aus Graubünden als Varietäten von R. kuepferi angesehen und ihre von HAL-LER (1768) in Erwägung gezogene und von Brügger (1878-1880) postulierte Bastardnatur verneint (Buser 1887, Burnat 1892, Küpfer 1974). Erst Chromosomenzählungen an fraglichen Pflanzen aus den Schweizer Alpen ergaben ein eindeutiges Unterscheidungsmerkmal gegenüber R. kuepferi und ein deutliches Argument für ihre hybridogene Entstehung (HUBER 1985). Im folgenden wird nun der gesamte Bastardkomplex, zustandegekommen durch verschiedene Ploidiestufen des R. kuepferi mit den stets diploiden Arten R. aconitifolius und R. platanifolius, dargestellt.

#### 6.1. MORPHOLOGIE UND NOMENKLATUR

Die Diagnosen der Eltern- und Bastardtaxa basieren auf Untersuchungen an umfangreichem Herbarmaterial und auf Beobachtungen lebender Pflanzen in der Natur und im Gewächshaus. Von diploiden Bastarden zwischen *R. kuepferi* und *R. aconitifolius* s.l. wurden insgesamt 36 Herbarbogen aus den Herbarien G-BU, GOET, LY, MPU, NEU, P, RO, TO, W und ZT ausgewertet. Bei den polyploiden Bastarden standen total über 200, vorwiegend eigene Bogen im Herbarium ZT sowie wenige Pflanzen aus LAU, LY, M, RO und Z zur Verfügung.

a) Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet 1987. In: Greuter und Raus, Willdenowia 16, 452. (Fig. 7)

R. plantagineus All. 1785. Fl.Pedem. 2, 48.

R. pyrenaeus L. subsp. plantagineus (All.) Rouy et Fouc. 1893.

Fl. France 1, 80.

Ausdauernd; meist 5-25 cm, seltener bis 40 cm hoch. Rhizom kurz, von einem dichten Faserschopf umgeben. Grundständige Blätter 3-5, schief aufrecht; ungestielt oder mit bis 8 cm langen, die Stengelbasis scheidenartig umhüllenden Stielen; Spreiten schmal lanzettlich, gegen die Basis hin allmählich verschmälert, ganzrandig, 3-12 cm lang und 0.3-1.5 cm breit; parallelnervig, auf beiden Seiten kahl, höchstens am Rand locker bewimpert. Stengel 1, selten 2; aufrecht, unverzweigt und einblütig, seltener verzweigt und 2-5blütig. Stengelblätter bei 1blütigen Exemplaren 1, selten fehlend; bei mehrblütigen 1-2mal so viele wie Blüten; sitzend, an der Basis den Stengel teilweise umfassend, von ähnlicher Form wie die grundständigen Blätter. Blütenstiele unter der Blüte dicht, selten locker wollig behaart; Haare meist 1.5-2.5 mm lang. Blüten 1-3.5 cm im Durchmesser. Perigonblätter 5, am Rand bewimpert, selten kahl. Honigblätter weiss, kahl. Früchtchenstand eiförmig bis zylindrisch. Früchtchen 2-3 mm lang (ohne Schnabel) und etwa 2 mm breit, im Querschnitt rundlich; netzadrig, kahl, mit 0.5-1 mm langem, eingerolltem Schnabel. Blütenboden behaart. Blüte: Juni-Juli.

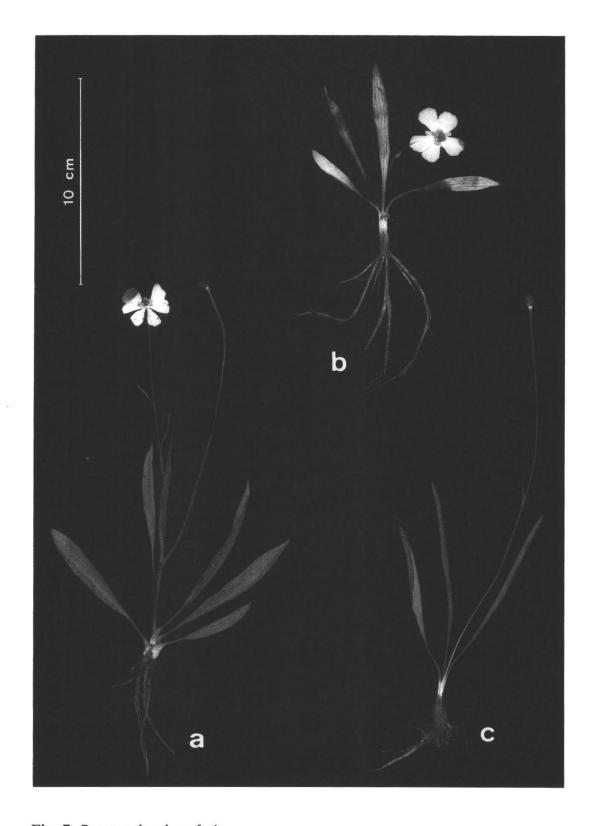
a<sub>1</sub>) Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet; 2n = 16:
Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet subsp. kuepferi
R. plantagineus All. subsp. occidentalis Küpfer 1974.
Boissiera 23, 171.

Honigblätter meist 5, alle gut ausgebildet. Früchtchenansatz regelmässig, fast alle Früchtchen gut ausgebildet.

a<sub>2</sub>) Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet; 2n = 24, 32, 40 (2n = 40 extrem selten):

Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet subsp. orientalis Huber, nom. nov.

R. plantagineus All. subsp. plantagineus sensu Küpfer 1974. Boissiera 23, 171 (2n = 32). Incl. numeris chromosomatum 2n = 24 et 2n = 40.



- Fig. 7. Ranunculus kuepferi. a) subsp. kuepferi (2n = 16), Vallone Cravina (ku 37, Kap. 2.2) b) subsp. orientalis (2n = 24), Valle San Giovanni (ku 34), kultiviert c) subsp. orientalis (2n = 32), La Grangette (ku 18)

Differt a Ranunculo kuepferi Greuter & Burdet subsp. kuepferi (2n = 16) petalis nectariferis saepe minus quam 5 bene formatis, ceteris carentibus vel deformibus; granis pollinis solum ad 10-50% regularibus; nuculis ex magna parte abortivis; numeris chromosomatum 2n = 24, 2n = 32 vel 2n = 40. Habitat in Alpibus (ab Alpibus Maritimis usque ad Tiroliam orientalem).

Holotypus: Schweiz, Graubünden: Salaaser Wiesen, E Planer Salaas, 3km N Samnaun, 822 400 / 206 200; SW-exp. Rasen, 2360 m; 10.7.1985, leg. W. Huber und D. Marthy (ZT, Nr. 28610).

Honigblätter oft 5, häufig jedoch nur einzelne gut ausgebildet, übrige nicht vorhanden oder deformiert. Früchtchenansatz unregelmässig, reduziert, nur ein Teil der Früchtchen gut ausgebildet.

#### Eingeschnittene Blätter bei R. kuepferi

Bei kräftigen Exemplaren von R. kuepferi können ausnahmsweise Blätter mit einzelnen Einschnitten beobachtet werden, wodurch die Pflanzen den polyploiden Bastarden von R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. sehr ähnlich sehen (Kap. 6.1, c<sub>2</sub>). 10 entsprechende R. kuepferi - Individuen vom Val Sambuco (ku 116, Kap. 2.2) wurden näher untersucht: Alle 10 Pflanzen hatten nach einem Jahr Kultivierung nur noch ganzrandige Blätter. Ihre Chromosomenzahl entsprach derjenigen von typischem R. kuepferi aus dem gleichen Gebiet (2n = 32; Kap. 6.4). Das vereinzelte Aufreissen der Blattränder hängt vermutlich mit dem ungewohnt nährstoffreichen, als Alpweide genutzten Standort zusammen (Kap. 6.2.1 sowie Huber 1985). Auf gleiche Weise werden die seltenen Blatteinschnitte bei R. kuepferi vom Col de Tende (ku 32), vom Simplon (ku 102) und vom Zwischbergental (ku 106) gedeutet. Dies obwohl auf dem Col de Tende und im Zwischbergental, von wo Küpfer (1974) eine entsprechende Pflanze abgebildet hat, R. platanifolius zusammen mit R. kuepferi wächst und so die Möglichkeit zur Bastardierung vorhanden ist.

- b) Ranunculus aconitifolius L. s.l. (siehe Kap. 5.1)
- c) Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L. s.l.
- Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L.: Ranunculus x lacerus Bell. 1791 (pro sp.). App.Fl.Pedem. In: Mém.

Acad.Roy.Sci. Turin 5, 233, Pl. 8.

Neotypus: Italien, Piémont mérid.: Val San Giovanni près Limone; prairies fraîches à la Vallette; 30.6.1911, leg. A. Saint-Yves (G-BU); Bemerkung: vgl. xb 35, Kap. 2.2.

- Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. platanifolius L.: Ranunculus x scissus Huber, hybr. nov.

Hybrida inter Ranunculum kuepferi Greuter & Burdet subsp. kuepferi et R. platanifolium L. Differt a R. x lacero Bell. foliis radicalibus anguste flabelliformibus, raro circumscriptione campanulatis, plerumque 2-3plo longioribus quam latioribus; pedunculis glabris vel pilis singulis; plurimis horum pilorum 1-3 mm longis. Grana pollinis regularia nulla vel tantum ad 5%. Nuculae fere omniae abortivae. Numerus chromosomatum 2n = 16. Habitat in Alpibus Maritimis.

Holotypus: Italien, Alpes Maritimes: Val Arpi di Pesio, près du sentier qui monte au Passo del Duca; 29.7.1890, leg. C. Bicknell (G-BU). Bemerkung: "scissus" (lat.) = zerrissen.

# c<sub>1</sub>) Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L. s.l.; 2n = 16

Ausdauernd; 20-50 cm hoch. Rhizom kurz, von einem lockeren Faserschopf umgeben. Grundständige Blätter 4-6; mit 2-15 cm langen, die Stengelbasis scheidenartig umhüllenden Stielen; Spreiten vorne mit mehreren unregelmässigen, spitzen Abschnitten, höchstens bis zur Mitte, selten tiefer geteilt, seitlich oft gezähnt, 2-12 cm lang und 1-6 cm breit; parallel- bis netznervig, kahl oder mit einzelnen Haaren. Stengel 1; aufrecht, verzweigt und 3-20blütig. Stengelblätter 5-25; die unteren mit bis 5 cm langen Stielen oder sitzend, von ähnlicher Gestalt wie die grundständigen Blätter; die oberen sitzend, in schmale Abschnitte geteilt oder ganzrandig. Blüten 1.5-3 cm im Durchmesser. Perigonblätter 5. Honigblätter 5, sämtliche gut ausgebildet; weiss, kahl. Früchtchenstand kugelig bis eiförmig; nur selten einzelne Früchtchen gut ausgebildet. Blütenboden behaart. Blüte: Juni-Juli.

 $c_{1.1}$ ) Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L.; 2n = 16:

Ranunculus x lacerus Bell. nothosubsp. lacerus (Fig. 8) Spreiten der grundständigen Blätter im Umriss glockenförmig bis oval, selten schmal fächerförmig; meist 1-2mal so lange wie breit. Blütenstiele locker bis dicht behaart, selten nur mit einzelnen Haaren, diese Haare zu einem grossen Teil kürzer als 1 mm. Perigonblätter locker behaart, selten nur mit einzelnen Haaren.

 $c_{1.2}$ ) Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. platanifolius L.; 2n = 16:

Ranunculus x scissus Huber nothosubsp. scissus (Fig. 9) Spreiten der grundständigen Blätter im Umriss schmal fächerförmig, seltener glockenförmig; meist 2-3mal so lang wie breit. Blütenstiele kahl oder mit einzelnen Haaren; die meisten dieser Haare 1-3 mm lang. Perigonblätter kahl oder mit einzelnen Haaren.

# c<sub>2</sub>) Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L. s.l.; 2n = 32, 40

Ausdauernd; 20-50 cm hoch, selten 10-20 cm hoch. Rhizom kurz, von einem dichten Faserschopf umgeben. Grundständige Blätter 3-6; mit 1-10 cm langen, die Stengelbasis scheidenartig umhüllenden Stielen; Spreiten breit lanzettlich, meist in oder über der Mitte am breitesten, teilweise schiffchenförmig; entweder einzelne einer Pflanze vor allem im obersten Drittel mit 1-5 Zähnen (selten eingeschnitten) oder alle ganzrandig, 3-15 cm lang und 1-3.5 cm breit; parallelnervig bis undeutlich netznervig, auf beiden Seiten kahl, höchstens am Rand locker bewimpert. Stengel 1, selten 2; aufrecht, verzweigt und 2-15blütig, selten 1blütig. Stengelblätter 1-20; sitzend, an der Basis den Stengel teilweise umfassend; die unteren von ähnlicher Gestalt wie die grundständigen Blätter, die oberen schmal lanzettlich, ganzrandig. Blüten 1.5-4 cm im Durchmesser. Perigonblätter 5, mit einzelnen Haaren, selten kahl. Honigblätter oft 5, häufig jedoch einzelne nicht vorhanden oder deformiert; weiss, kahl. Früchtchenstand eiförmig bis zylindrisch; Früchtchenansatz unregelmässig, nur ein Teil der Früchtchen gut ausgebildet. Früchtchen etwa 3 mm lang (ohne Schnabel) und 2 mm breit, im Querschnitt rundlich; netzadrig, kahl; mit etwa 1 mm langem,



Fig. 8. Ranunculus x lacerus nsubsp. lacerus (R. kuepferi x R. aconitifolius; 2n=16), Vallone Cravina (xb 37, Kap. 2.2).



**Fig. 9.** Ranunculus x scissus nsubsp. scissus (R. kuepferi x R. platanifolius; 2n=16), Vallone Cravina (xc 40, Kap. 2.2).

eingerolltem Schnabel. Blütenboden behaart. Blüte: Juni-Juli.

 $c_{2.1}$ ) Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L.; 2n = 40:

Ranunculus x lacerus Bell. nothosubsp. valesiacus (Suter) Huber, comb. et stat. nov. (Fig. 10)

R. valesiacus Suter 1802. Fl.Helv. 1, 335.

Neotypus: Schweiz, Wallis: Tsanton Sarnieu, E Mille, ca. 5 km S Le Châble, Val de Bagnes, 582 500 / 97 450; Alpweide auf Silikat, 2100-2140 m; 16.7.1984, leg. W. Huber und E. Hsu (ZT, Nr. 34286).

R. laciniatus Clairville 1811. Man. Herb., 177.

R. pyrenaeus L. var. lacerus Gaudin 1828. Fl.Helv. 3, 534.

R. pyrenaeus L. var. laceratus Burnat 1892. Fl.Alp.Mar. 1, 26.

R. plantagineus All. subsp. plantagineus var. laceratus (Burnat) Küpfer 1974. Boissiera 23, 171.

Blütenstiele locker bis dicht behaart; diese Haare meist 1-2 mm lang.

 $c_{2.2}$ ) Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. platanifolius L.; 2n = 32, 40:

Ranunculus x scissus Huber nothosubsp. disjunctus Huber, nsubsp. nov. (Fig. 11)

Hybrida inter Ranunculum kuepferi Greuter & Burdet subsp. orientalem Huber (2n = 32 vel 24) et R. platanifolium L. Differt a R. x scisso Huber nothosubsp. scisso foliis radicalibus late lanceolatis, vel singulis foliis 1-5 dentibus (raro incisis) vel omnibus integerrimis. Differt a R. x lacero Bell. nothosubsp. valesiaco (Suter) Huber pedunculis pilis singulis, raro glabris vel densius pilosis; his pilis plerumque 2-3 mm longis. Grana pollinis ad 5-40% regularia. Nuculae ex magna parte abortivae. Numerus chromosomatum 2n = 40 vel 32. Habitat in Alpibus Delphinensibus, Maritimis et Centralibus.

Fig. 10 (S. 67). Ranunculus x lacerus nsubsp. valesiacus (R. kuepferi x R. aconitifolius; 2n=40), kultiviert (Faserschopf des Rhizoms abgefallen – shock of fibers of the rhizome fallen off); a) Gr. St. Bernhard (xb 51, Kap. 2.2); b) Val de Bagnes (xb 87).





Holotypus: Frankreich, Dauphiné: 1.5 km W La Grangette, SE unterhalb der Rochers de Bure, 12 km NW Gap; nährstoffreiche Stellen in der Alpweide, 1820 m; 29.6.1985, leg. M. Baltisberger und W. Huber (ZT, Nr. 32979).

Blütenstiele mit einzelnen Haaren, selten kahl oder ziemlich dicht behaart; diese Haare meist 2-3 mm lang.

# Variabilität der Blattzähnung bei R. kuepferi x R. aconitifolius s.l.; 2n = 32, 40

Tetraploide Exemplare von R. x scissus nsubsp. disjunctus zeigen eine ziemlich konstante Zähnung einzelner Blätter, die auch während mehrerer Jahre Kultur bestehen bleibt (Beobachtungen an 20 Pflanzen).

Hingegen variiert die Blattzähnung bei pentaploiden Bastarden von R. x lacerus nsubsp. valesiacus und R. x scissus nsubsp. disjunctus an ein und derselben Pflanze oft beträchtlich von Jahr zu Jahr: Pflanzen, die sich in der Natur durch einzelne gezähnte Blätter auszeichnen, können in Kultur alles ganzrandige Blätter entwickeln; umgekehrt kann die Blattzähnung auch erst in Kultur zum Vorschein kommen. Während mehrerer Jahre Kultur können bei einer Bastardpflanze mehrmals vereinzelt gezähnte Blätter mit nur ganzrandigen Blättern abwechseln (Untersuchungen an rund 200 pentaploiden Bastarden). Ob es sich bei üppigen Exemplaren ohne Blattzähnung mit Sicherheit um Bastarde oder nur um Standortsvarianten von R. kuepferi handelt, kann mit Hilfe zytologischer Untersuchungen entschieden werden (Kap. 6.4).

# Bemerkungen zur Nomenklatur

## R. kuepferi

- R. kuepferi Greuter & Burdet wird bei früheren Autoren meist unter R. pyrenaeus L., seltener unter R. plantagineus All. aufgeführt. Der Name R. pyrenaeus L. s.str. ist jedoch nach Küpfer (1974) und nach eigenen Untersuchungen (vgl. Kap. 4) nur für Pflanzen aus den Pyrenäen

Fig. 11 (S. 68). Ranunculus x scissus nsubsp. disjunctus (R. kuepferi x R. platanifolius; 2n = 32, 40); a) 2n = 32, Valle San Giovanni (xc 34, Kap. 2.2); b) 2n = 40, La Grangette (xc 18), kultiviert.

- zutreffend; R. plantagineus bezieht sich hingegen ausschliesslich auf Vorkommen in den Alpen. Der Name R. plantagineus ist aber ein illegitimes nomenklatorisches Synonym von R. pyrenaeus, was sich aus dem Artikel 63 des "International Code of Botanical Nomenclature" (Voss et al. 1983) ergibt (Greuter 1987 und in litt.) und ist somit durch R. kuepferi zu ersetzen.
- Im gleichen Jahr, aber etwas später als R. kuepferi Greuter & Burdet (1987, 9. März), wurde das Homonym Ranunculus x kuepferi Vuille (1987, 2. Trimester) veröffentlicht, das sich auf einen pentaploiden Bastard zwischen R. parnassifolius L. und R. amplexicaulis L. aus den Pyrenäen bezieht. Der Name R. x kuepferi Vuille ist jedoch nicht gültig publiziert, da eine lateinische Diagnose und die Typusbezeichnung fehlen (nomen nudum); er kann wegen der Priorität von R. kuepferi Greuter & Burdet durch Ergänzung der fehlenden Angaben nicht mehr legitim werden.
- der diploiden Sippe von R. plantagineus (R. plantagineus All. subsp. occidentalis Küpfer). Die Aufteilung von R. kuepferi in eine diploide und eine polyploide (tri-, tetra- oder pentaploide) Unterart scheint, in gegensätzlicher Ansicht zu Greuter (1987), gerechtfertigt; die morphologischen Unterschiede zwischen den beiden Taxa sind gering, werden aber zusätzlich gestützt durch die ungleiche Fortpflanzungsweise, die gegensätzliche Ausbildung des Pollens und die charakteristische geographische Verbreitung. Für die polyploide Unterart musste somit ein neuer Name geschaffen werden (R. kuepferi Greuter & Burdet subsp. orientalis Huber); damit entstand für die diploide Unterart das Autonym R. kuepferi Greuter & Burdet subsp. kuepferi.

# R. kuepferi x R. aconitifolius s.l.

- In der Bastardformel wird R. kuepferi, kombiniert mit R. aconitifolius, entgegen der alphabetischen Reihenfolge zuerst genannt, anlehnend an R. kuepferi x R. platanifolius und R. kuepferi x R. seguieri. Wo der weibliche Elter von Bastarden bekannt ist, wird dieser in der Regel vorangestellt. Die gewählte Reihenfolge steht somit im Einklang mit der natürlichen Entstehung polyploider Bastarde, da dabei praktisch nur R. kuepferi als Mutterpflanze in Frage kommt.
- Aufgrund der auffälligen Unterschiede zwischen den diploiden und den polyploiden Bastarden von R. kuepferi x R. aconitifolius und R.

kuepferi x R. platanifolius wäre eine Benennung der zwei verschiedenploiden Bastardformen aus derselben Elternkombination auf der Rangstufe der Art wünschenswert. Dies würde jedoch den Nomenklaturregeln
(Art. H.4 des "International Code of Botanical Nomenclature" [Voss et al.
1983]) widersprechen. Somit musste der untergeordnete Bastardstatus der
Nothosubspezies verwendet werden. Daraus resultiert das unvermeidliche
Paradoxon, dass sich die Bastardunterarten gleicher Ploidie, aber aus verschiedener Elternkombination sehr viel ähnlicher sehen als die diploiden
und polyploiden Nothosubspezies derselben Elternkombination.

Neben den aufgeführten Synonymen werden in der Literatur zwei weitere Namen erwähnt, jedoch nicht gültig veröffentlicht (vgl. Art. 34 des "International Code of Botanical Nomenclature" [Voss et al. 1983]): Brügger (1878-1880) schlägt für die verschiedenen Bastardformen von R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. den umfassenden Namen R. Halleri vor. Gandoger (1910) führt einen R. Mutelii Gdgr. auf; aufgrund der geographischen Angabe (Dauphiné) und der Verweise auf entsprechende frühere Autoren versteht er unter seinem Namen polyploide Bastarde von R. kuepferi x R. aconitifolius s.l.

Zusätzlich publizierte PAYOT (1882) den Namen R. hybridus als illegitimes Homonym zu R. hybridus BIRIA (1811); er fragt sich nach der Entstehung seines Taxons, das sich wahrscheinlich ebenfalls auf einen polyploiden Bastard von R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. bezieht (vgl. Kap. 5.1).

Typifizierung von *R. lacerus* Bell. und *R. valesiacus* Suter:

Eine Typusbezeichnung von *R. lacerus* fehlt im Protolog von Bellardi (1791). Auch konnte weder im Herbarium von Turin (TO), wo das Originalmaterial von Bellardi aufbewahrt wird, noch in andern Herbarien, in denen sich mögliche Dubletten befinden (C, UPS), ein den Angaben Bellardis entsprechender Beleg von *R. lacerus* gefunden werden. Schon Burnat (1892) erwähnt, dass *R. lacerus* im Herbarium von Bellardi fehlt, dass sich jedoch im allgemeinen Herbar von Turin 3 Bogen dieser Pflanze befinden. 2 dieser Bogen gab Bellardi an Balbis, dessen Herbarium sich heute in TO und LY befindet. Keiner der 3 erwähnten Bogen konnte aufgefunden werden, und von weiterem Material, das Bellardi gesehen hat, ist nichts bekannt. Somit musste ein Neotypus bezeichnet werden; dieser wurde aufgrund der im Protolog gegebenen Abbildung und der Fundortsangabe (Limone, Piemont) ausgewählt.

Von dem als Basionym verwendeten Namen R. valesiacus wurde von Su-

TER (1802) ebenfalls kein Typus angegeben. Ueber das Herbarium und die Typen von Suter ist generell nichts bekannt (vgl. STAFLEU und COWAN 1986). Es bestehen keine Anhaltspunkte über anderes Material von R. valesiacus, das Suter gesehen hat. Somit musste auch hier ein Neotypus bestimmt werden; das gewählte Exemplar stammt aus der eigenen Aufsammlung von dem im Protolog angegebenen Fundort (Val de Bagnes, Wallis).

## 6.2. PFLANZENSOZIOLOGIE UND ÖKOLOGIE

## 6.2.1. Pflanzensoziologisches Verhalten

## R. kuepferi

R. kuepferi wächst vor allem in acidophilen Rasengesellschaften: Er gilt als eine Charakterart der Caricetalia curvulae (Braun-Blanquet 1949). Man findet ihn im Caricetum curvulae, im Festucetum halleri und im Nardo-Semperviretum, ebenso im Festucetum variae und im Centaureo - Festucetum spadiceae (Flütsch 1930, Guinochet 1938, Quantin und Netien 1940, Braun-Blanquet 1954, 1969). Häufig kommt er auch in verschiedenen Assoziationen der Nardetalia vor: im Nardetum alpigenum, Daphno-Nardetum, Geo-Meetum und als Charakterart im Ranunculo - Alopecuretum gerardi (Guinochet 1938, Braun-Blanquet 1954, 1969, Ritter 1972a, LACOSTE 1975). Selten ist das Auftreten von R. kuepferi in neutro- bis basiphilen Rasengesellschaften wie Festuco - Trifolietum thalii und Teucrio - Festucetum macrophyllae (FLÜTSCH 1930, BRAUN-BLANQUET 1969, RITTER 1972a). Die eigenen Aufnahmen mit reinen R. kuepferi - Populationen (a-p, Tab. 7) stellen acidophile Rasengesellschaften dar. Bemerkenswert ist die Aufnahme i aus dem Val Sambuco mit ungewöhnlich nitrophilem Charakter, angezeigt durch Arten wie Chenopodium bonus-henricus, Rumex alpinus und Urtica dioeca.

## R. aconitifolius s.l. (siehe Kap. 5.2.1)

# R. kuepferi x R. aconitifolius

Die Aufnahmen q-t an Standorten diploider Bastarde (R. x lacerus nsubsp. lacerus) oder pentaploider Hybriden (R. x lacerus nsubsp. valesiacus) unterscheiden sich von typischen R. kuepferi - Gesellschaften insbeson-

**Tab. 7.** Pflanzensoziologische Aufnahmen an Standorten von *Ranunculus kuepferi* und *R. kuepferi* x *R. aconitifolius* s.l. (siehe ergänzende Angaben im Anschluss an die Tabelle; Nomenklatur siehe Kap. 3.1).

Phytosociological surveys at habitats of Ranunculus kuepferi and R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. (see complementary statements following the table; nomenclature see chapter 3.1).

Aufnahme		b	_	- A	_	£	~	h	-	le.	1			_	_	-		_	t	Г.,		w
Höhe ü.M. (m) x 10	16A						8								p nn	q 102		310		u 150	V 102	
Exposition	0000	SW	S		SE		S	S	S		SE			NE	50005000	0.00000	S	NE.	S	(COSTON OF THE		
The state of the s	N 5	10-11-11									(0.0)	-				15	5	50	2	NE 20	E	SE
Mittlere Neigung (%)	100	10200		10	70						15				000000	Contract of the Contract of th			52 71	Display (2)	5	65
Gesamtdeckungsgrad (%)	90								-		100		in and	100	X-012.00-				1000000	100		
Mittleres pH	5	5	4	5	5	4,5	4,5	4,5	4,5	4	4	4	4	4	4	4,5	4	5	6	4,5	5,5	4,5
Ranunculus kuepferi	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1	1	1	+	1	1	1	1	1
Ranunculus aconitifolius							•									1	+	2	2			•
Ranunculus kuepferi x R. aconitifolius																+	2	1	+			
Ranunculus platanifolius																				+		
Ranunculus kuepferi x R. platanifolius		•			500	•				•	•		•	•			•		٠	2	1	1
Primula intricata	1	1	+	2		_				_							•		•			_
Meum athamanticum	1	2	+	1	076 0#6	0000 0000			(62) (62)	36.3			100	9 <b>0</b> 00		+		9858 949	•	1	•	
Alopecurus gerardii		300	1	+	100	920	i					9		100	600				100			100
Potentilla crantzii	1	1823	+	+		100	•		r					3868	8	١.					•	
Gentiana verna	.	+		+	1	-	r	1	-	196	•		10.00	1.00		ľ	•	9.51			+	
Carlina simplex	3501				i		n	1	•			8	•	•			•	•	100		65	•
Orchis sambucina		1		r	-	35					•	•			•		•	3.03	1.00	ľ		
Carex sempervirens		100.0	3		2	18	r			200	**C		0.00			Ĺ	•		:•N	•	20 <b>.5</b> 20	13 <b>0</b> 0
Pulsatilla vernalis		•	,		1	•	: <del>1</del> 0		•	•	•	_					•	•		1	•	•
Potentilla aurea		3.00	•	•		1	•	•	•	1				1		•		1	3.00		•	1
Leontodon helveticus		٠	٠	•	1	9	٠	*	•		1	•	•		2	•	•		•	١.	•	
			•	•	•	+	•	٠	•	+		+	*		2		1				•	+
Pulsatilla sulphurea		•	•	٠		2	•	+	•		•	:	:	1	•		•	•	+	•	•	1
Ligusticum mutellina		•	•	•	((•)	1	•	•	•	•	3	1	1	٠	•		2		•		•	• (
Silene vulgaris	•	•	٠	٠	•	•	•	•	•	+	+	r	+	+	•	٠	+	r	•	٠	٠	+
Luzula spadicea		•	٠	•		::•:	٠	٠	•	•	+	1	1	+	1		•	1	•	٠	٠	٠
Arnica montana	٠	•	٠	٠	٠	•	٠	٠	•	٠	+	1	+	1	+	+	•	+	•	•	•	٠
Helictotrichon versicolor	·		٠	•	•	•	•	•	•	. 19	•	+	+	+	•	·	•	•	٠	Ŀ	•	•
Rumex alpinus		•	•	٠	•	•	•	•	2	•	•	•	•	•	•	1	+	r	1	•	1	•
Veratrum lobelianum	٠	•	1	r	•	٠	•	٠	٠	٠	٠	٠	•	•	٠	+	r	٠	1	1	٠	•
Chenopodium bonus-henricus		<b>10</b>	•	•		•	•	٠	2	3300	•	٠	•		•	+	•	900	+		1	
Peucedanum ostruthium	•	•	٠	٠	٠	٠	٠	٠	٠	٠	•	٠	٠	•	•	٠	+	+	1	٠	+	٠
Geum montanum		1	1	+	1	1	1	1	+	1	1	1	1	1	+	+	+	1	+		+	1
Poa alpina	1	•	+		•	1	1	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	1	1
Ranunculus grenierianus	3.00	1	1	+	1	1	1	1	1	1	+	2	2	1	(•)	1	2	1	•	+		1
Nardus stricta	2	3	1	2	3	1	+	3	٠	2	1	1	2	2	3	1		2				3
Crocus albiflorus	1	1	1	1	٠	1	1	2	+	1		1		+	+	1		1	1		+	1
Gentiana kochiana		+	1	+	+	1	+	+		+		1		+	1			+	+	+		+
Mysosotis alpestris		+	+			1	1	+	+	1	+	+	1				1	+	+	+		1
Viola calcarata	r	+	1	+	1	1	•			1	+					1	+	+	5.65	+	+	+
Anthoxanthum alpinum		1	2			2	1	1			1	2	1	1	1		+	1	+	2		ě
Rumex arifolius	١.	+	1				5 <b>.</b> 00				+	+	1	10-11	r	+	2	1	+	+	1	+
Soldanella alpina	1			+	+		+	1		1	+	+			+		+		+	+		
Vaccinium myrtillus	1.	+	1	+	1					1		+	1	3127	1	+		1	+			+
Alchemilla sp.	1	2		1			1	1	1	100				5 <b>2</b> 5	127	1	+	+	1	1		
Trifolium alpinum	Ĺ	_	1		ā.	1				1	2	1	•	1	•		+	1			1	1
	L	888	98//			50.89		_		*11	A	12	•		5.50	Ľ			983		•	

**Tab. 7.** (Forts. – continued)

Aufnahme	a	b	С	d	е	f	g	h	i	k	1	m	n	0	р	g	r	s	t	u	v	w
Plantago alpina	1			+	1	1	•				1	1.0					+	1			1	٠
Gagea fistulosa	1	•	٠	•	×		•	+	r	٠	+	•	٠	•	•		+		+	+	+	*
Homogyne alpina							1.01	•			3. <b>•</b> 3	•	r	+	r	+	+	+	+			+
Sempervivum montanum	١.	•	•	•	1	+	•	•	٠	+	+	•	•				•	+			•	1
Achillea millefolium s.l.	+		•				+		+								•	•	+		1	٠
Taraxacum sp.	+		•	•	٠			•	2			(*)				2.0			1	+	+	
Trollius europaeus	١.					+	+	•				•						+	٠	1	+	٠
Carex curvula	١.		•	•				•		1	+	591			+		+				•	2
Plantago media	+		5.00	+			+	•	•			•					•				r	٠
Trifolium thalii	+			٠	+			140	***	1	*	•	•									+
Chrysanthemum alpinum	١.	+			1.00		•	•		÷		+	+				+	٠			•	٠
Botrychium lunaria	١.		1	+	940		•	٠				•	+								+	
Geranium silvaticum			1	•			+	•				•	•	•			•	+		1		
Vaccinium gaultherioides				•	1			+	0.00			51 <b>+</b> 5			+			+			•	•
Ajuga pyramidalis				•	•		r	٠	r	•		•	•	•		+		r				•
Cirsium spinosissimum			•	::•:					+				+	+			+				٠	
Trifolium sp.				•			•	•	1					•		+	200	•		+	r	
Gentiana punctata	1.5			0.00				•	•	•	٠	1	1	+	•		٠	•	•		٠	4
Polygonum bistorta	+		1															•		1	٠	
Fritillaria tubiformis	r		r	•				•	•	•			•	•			•	•		r		
Primula veris	r			+	•												•	•	٠		+	6
Biscutella levigata	1	•		•	•	•	+	•	٠	•		٠	•	•			•			1		100
Plantago fuscescens		+	+		•			•		( <b>*</b> )			•				•	٠	•	1	•	•
Luzula sieberi		+			•				•	•	•	•					•		+	+		
Lotus alpinus			+			1			•	•			•	•	•		٠	+	•		٠	
Centaurea nervosa s.l.			r		•	+		•					٠				•	+	•			105
Euphorbia cyparissias				+	15.00		1		•	•				•	•		•	•	•		1	
Luzula lutea					+	•				•		1		•			•	•	+			139
Bartsia alpina		٠				+				٠	•		1	•	•		٠	•	1		•	
Phleum alpinum					•			+	7.0	•	+						1					
Alchemilla pentaphyllea							•			•	2				•		+	r	•		٠	
Carex foetida											+						+		+			
Rhododendron ferrugineum	1.	-		2					2		120	2		12	+	1	2	+	140	1.		

## Ergänzende Angaben zu Tab. 7 - Complementary statements to Table 7

- a) Italien: Alpes Maritimes, Valle San Giovanni (ku 35, Kap. 2.2); zusätzlich: Plantago atrata 2, Ranunculus friesianus 1, Anemone narcissiflora +, Anemone ranunculoides +, Carex verna +, Draba aizoides +, Muscari botryoides +, Ornithogalum umbellatum +, Polygonum viviparum +.
- b) Italien: Alpes Maritimes, Col de Tende (ku 31); zusätzlich: Festuca paniculata 1.
- c) Frankreich: Alpes Maritimes, Col della Perla (ku 30); zusätzlich: Anemone narcissiflora +, Pedicularis gyroflexa +, Potentilla grandiflora +, Daphne mezereum r, Leucorchis albida r, Pedicularis comosa r.
- d) Frankreich: Alpes Maritimes, Montagne de l'Alp (ku 23); zusätzlich: Festuca sp. 2, Androsace brigantiaca +, Briza media +, Daphne mezereum +, Juniperus nana +, Senecio integrifolius +.

- e) Schweiz: Wallis, Simplon (ku 100); zusätzlich: Androsace vitaliana 1, Empetrum hermaphroditum 1, Pedicularis kerneri 1, Senecio incanus s.l. 1.
- f) Schweiz: Wallis, Simplon (ku 102); zusätzlich: Solidago alpestris 1, Draba aizoides +, Leucorchis albida +, Nigritella nigra +, Polygala alpestris +.
- g) Schweiz: Tessin, Val Sambuco (ku 117); zusätzlich: Carum carvi r, Viola hirta r.
- h) Schweiz: Tessin, Val Piora (ku 120).
- i) Schweiz: Tessin, Val Sambuco (ku 116); zusätzlich: Urtica dioeca 2, Carum carvi r.
- k) Schweiz: Graubünden, Wandflue (ku 128); zusätzlich: Galium sp. +, Pedicularis sp. +.
- l) Italien: Aostatal, Gr. St. Bernhard (ku 51); zusätzlich: Cardamine alpina +, Gnaphalium supinum +, Phyteuma hemisphaericum +, Polygonum viviparum +, Salix herbacea +, Silene rupestris +, Gentiana pupurea r.
- m) Schweiz: Graubünden, Samnaun (ku 144); zusätzlich: Festuca halleri 1, Antennaria carpatica +, Pedicularis tuberosa +, Solidago alpestris +.
- n) Schweiz: Graubünden, Samnaun (ku 140); zusätzlich: Festuca violacea 1, Soldanella pusilla 1, Pedicularis recutita +, Androsace obtusifolia 1, Coeloglossum viride 1.
- o) Italien: Südtirol, Seiser Alm (ku 60); zusätzlich: Campanula barbata 1, Festuca halleri 1, Hieracium glanduliferum 1, Campanula scheuchzeri +, Juncus trifidus +, Luzula spicata +, Phyteuma hemisphaericum +, Veronica bellidioides +, Chaerophyllum villarsii r, Crepis aurea r, Hieracium alpinum r, Hypochoeris uniflora r, Silene rupestris r.
- p) Österreich: Osttirol, Schlaiten Alm (ku 147); zusätzlich: Gnaphalium supinum +, Pedicularis tuberosa +, Primula minima +, Pulsatilla alpina +, Luzula multiflora r, Veronica bellidioides r.
- q) Italien: Alpes Maritimes, Vallone Cravina (xb 37); zusätzlich: Viola biflora 1, Bellidiastrum michelii +, Caltha palustris +, Cardamine resedifolia +, Pedicularis rostrato-spicata +, Scilla bifolia +, Sedum rosea +, Sibbaldia procumbens +.
- r) Italien: Aostatal, Gr. St. Bernhard (xb51); zusätzlich: Gentiana purpurea 2, Pedicularis rostrato-spicata +, Adenostyles alliariae r.
- s) Schweiz: Wallis, Val de Bagnes (xb 87); zusätzlich: Gentiana lutea 1, Hypericum sp. +, Phyteuma orbiculare +, Dryopteris filix-mas r.
- t) Schweiz: Tessin, Val Piora (xb 119); zusätzlich: Equisetum palustre 1, Bellidiastrum michelii +, Cardamine amara +, Carex frigida +, Equisetum arvense +, Potentilla erecta +, Primula farinosa +, Ranunculus montanus +, Alnus viridis r, Dactylis glomerata r, Sedum rosea r.
- u) Italien: Alpes Maritimes, Valle San Giovanni (xc 34); zusätzlich: Thalictrum minus 1, Anthyllis vulneraria s.l. +, Arabis allionii +, Colchicum autumnale +, Hippocrepis comosa +, Lotus pilosus +, Muscari botryoides +, Sorbus aucuparia +, Viola rupestris +, Sorbus aria r.
- v) Frankreich: Dauphiné, La Grangette (xc 18); zusätzlich: Barbarea intermedia 1, Luzula nutans 1, Ranunculus carinthiacus 1, Ranunculus friesianus 1, Arabis corymbiflora +, Betonica hirsuta +, Geranium pyrenaicum +, Plantago atrata +, Urtica dioeca +, Veronica chamaedrys +, Cirsium eriophorum r, Dactylis glomerata r.
- w) Schweiz: Graubünden, Wandflue (xc 128); zusätzlich: Pedicularis sp. +.

dere durch das zusätzliche Vorkommen von Feuchte- und Nährstoffzeigern wie Ranunculus aconitifolius, Rumex alpinus, Peucedanum ostruthium, Veratrum lobelianum und Chenopodium bonus-henricus.

## R. kuepferi x R. platanifolius

Zwei Aufnahmen mit dem polyploiden R. x scissus nsubsp. disjunctus (u, Valle San Giovanni und w, Wandflue) zeigen keine charakteristischen Unterschiede zur Artenzusammensetzung typischer R. kuepferi - Gesellschaften; bei der dritten hingegen (v, La Grangette) ist das Vorkommen von Nährstoffzeigern wie Rumex alpinus, Chenopodium bonus-henricus und Peucedanum ostruthium auffällig. In La Grangette und auf der Wandflue wächst R. platanifolius nicht, im Valle San Giovanni nur vereinzelt am Standort der Bastarde.

## 6.2.2. Ökologische Zeigerwerte

Die Standorte von R. kuepferi x R. aconitifolius sind bezüglich der Elternstandorte intermediär, diejenigen von R. kuepferi x R. platanifolius gleichen nur dem einen Eltern-Habitat; zwischen Standorten der zwei verschiedenploiden Bastardunterarten von R. kuepferi x R. aconitifolius (R. x lacerus nsubsp. lacerus und nsubsp. valesiacus) bestehen keine charakteristischen Unterschiede (Tab. 2 und 8).

In Beständen von R. kuepferi x R. aconitifolius sind die mittleren Feuchtezahlen (F) und meist auch die Nährstoffzahlen (N) gegenüber denjenigen bei reinen R. kuepferi - Populationen erhöht und weisen in Richtung der feuchteren und nährstoffreicheren R. aconitifolius - Standorte. R. kuepferi x R. platanifolius zeigt etwa die gleichen ökologischen Ansprüche wie R. kuepferi; einzig die Aufnahme von La Grangette (v) weist eine auffallend erhöhte Nährstoffzahl auf. Bezüglich der Humuszahl (H), Dispersitätszahl (D), Lichtzahl (L), Temperaturzahl (T) und Kontinentalitätszahl (K) zeigen beide Bastardkombinationen ähnliche Ansprüche wie R. kuepferi. Bei der pH-abhängigen Reaktionszahl (R) sind sehr grosse Unterschiede sowohl innerhalb der Eltern- als auch der Bastardtaxa vorhanden.

**Tab. 8.** Mittlere ökologische Zeigerwerte an Standorten von Ranunculus kuepferi und R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. (siehe Kap. 3.1).

Mean ecological indicator values at habitats of Ranunculus kuepferi and R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. (see chapter 3.l).

Materialherkunft	F	R	N	Н	D	L	Т	K
R. kuepferi Valle San Giovanni (a, Tab. 7) Col della Perla (c) Montagne de l'Alp (d) Val Piora (h) Wandflue (k) Gr. St. Bernhard (l)	2.9 2.9 2.8 2.9 2.9 3.0	3.2 2.8 2.7 2.6 2.3 2.3	2.8 2.6 2.4 2.7 2.4 2.4	3.4 3.3 3.5 3.3 3.4 3.3	4.0 3.8 4.0 3.9 3.8 3.8	3.8 3.7 3.8 3.9 3.9 4.0	2.3 1.9 2.1 1.9 1.9	2.8 3.1 3.0 2.9 3.0 2.8
R. kuepferi x R. aconitifolius Vallone Cravina (q) Gr. St. Bernhard (r) Val de Bagnes (s) Val Piora (t)	3.1	2.7	2.9	3.5	3.9	3.6	2.0	2.8
	3.2	2.7	3.0	3.4	3.9	3.8	1.8	2.8
	3.1	2.5	2.7	3.5	3.9	3.8	1.9	2.8
	3.4	2.9	3.1	3.6	4.2	3.6	2.0	2.8
R. kuepferi x R. platanifolius Valle San Giovanni (u) La Grangette (v) Wandflue (w)	2.9	3.0	2.8	3.2	3.8	3.6	2.3	3.0
	2.8	3.2	3.6	3.4	3.9	3.7	2.4	2.8
	2.8	2.3	2.4	3.3	3.7	3.9	1.8	3.1

# 6.2.3. Zusammenfassende Charakterisierung des Standortes

## R. kuepferi

wächst auf mässig feuchten, lange von der Schneeschmelze beeinflussten Böden, oft in Muldenlagen über silikatreicher, selten kalkhaltiger Unterlage. Die Böden sind versauert (pH 4-6), ziemlich nährstoffarm (selten nährstoffreich), humusreich und recht gut durchlüftet. Die Art besiedelt Rasen und Weiden der subalpinen und alpinen Stufe.

# R. aconitifolius s.l. (siehe Kap. 5.2.3)

# R. kuepferi x R. aconitifolius

Die Standorte von R. x lacerus (nsubsp. lacerus und nsubsp. valesiacus) sind bezüglich Feuchtigkeit und meist auch Nährstoffgehalt intermediär zwischen denjenigen der Eltern; bezüglich der übrigen ökologischen Faktoren gleichen sie typischen R. kuepferi - Standorten. An allen aufgesuchten Fundorten ist die ökologische Situation prinzipiell gleich: In von Bächen oder Rinnsalen durchflossenen Weiden gibt es typische R. kuepferi - Rasen und feuchtere Stellen mit dichten R. aconitifolius - Beständen. Im Übergangsbereich wachsen beide Elternarten zusammen mit Bastarden. Im Vallone Cravina (xb 37, Kap. 2.2; Aufnahme q, Tab. 7) konnte zudem ein stark bevorzugtes Auftreten der nsubsp. lacerus an gestörten Mikrostandorten am Rande eines Fussweges und an anderen offenen Stellen beobachtet werden. Die Individuenzahlen und eingenommenen Flächen der Bastarde zeigen auffallende Unterschiede zwischen den verschiedenen Ploidiestufen: Vom diploiden R. x lacerus nsubsp. lacerus konnte im Valle San Giovanni (xb 35) ein einziges Exemplar, im Vallone Cravina (xb 37; q) einige 10 Individuen zerstreut über mehrere Hektaren gefunden werden. Die pentaploide nsubsp. valesiacus hingegen kommt lokal auffällig gehäuft vor: Im Val Piora (xb 119; t) wachsen einige 10, im Val de Bagnes (xb 87; s) einige 100 Exemplare auf je einer Fläche von wenigen Aren; auf dem Gr. St. Bernhard (xb 51; r) sind mehrere solche Bestände mosaikartig im Gebiet verteilt. An allen drei Fundorten der Pentaploiden wachsen auch ausserhalb der Bastardvorkommen die Eltern auf mehreren Hektaren neben- und durcheinander, ohne dass dort Bastarde gefunden werden konnten. Das unterschiedliche Verteilungsmuster der beiden Ploidiestufen kommt wahrscheinlich durch die ungleiche Fortpflanzungsfähigkeit zustande: Diploide Bastarde zeigen eine fast vollständige Sterilität und bleiben vereinzelt; pentaploide hingegen können sich apomiktisch fortpflanzen (Kap. 6.4 - 6.6) und so lokal Nachkom-

Bezüglich der Blütezeiten verhalten sich die Elternarten deutlich verschieden: Bei gleichen Bedingungen ist *R. kuepferi* zur Zeit des Aufblühens von *R. aconitifolius* meist schon verblüht. Bastarde blühen zeitlich intermediär. Die Möglichkeit zur Bastardierung wird durch eine unregelmässige Topographie des Geländes begünstigt: Kommt *R. kuepferi* in länger vom Schnee bedeckten Mulden vor, ist die Blütezeit synchron mit derjenigen von *R. aconitifolius* benachbarter, vorzeitig aper gewordener Lagen.

## R. kuepferi x R. platanifolius

men in hoher Individuumsdichte bilden.

An zwei Fundstellen von polyploidem R. x scissus nsubsp. disjunctus (Valle San Giovanni: xc 34, Kap. 2.2; Aufnahme u, Tab. 7 und Wandflue: xc 128; w) gleichen die Standorte weitgehend denjenigen reiner R. kuepferi - Populationen. In La Grangette (xc 18; v) hingegen besiedeln die pentaplo-

iden Bastarde ausgesprochen nährstoffreiche Böden in der Alpweide mit nicht geschlossener Pflanzendecke. R. platanifolius befindet sich im Gegensatz zu R. aconitifolius nicht immer in unmittelbarer Umgebung der Bastarde, sondern erst in einigen 100 m Entfernung davon (La Grangette, Wandflue). Im Valle San Giovanni wachsen aber beide Eltern durcheinander mit tetraploiden Bastarden; im Vallone Cravina (xc 40) konnten sie in wenigen Metern Distanz zum diploiden R. x scissus nsubsp. scissus gefunden werden.

Bezüglich der Bestandesdichte zeigen die Bastarde R. kuepferi x R. platanifolius ein gleiches Verhalten wie R. kuepferi x R. aconitifolius: Von der diploiden Form konnte ein einziges Exemplar gefunden werden, die polyploiden hingegen treten vornehmlich in Gruppen von einigen 10 Individuen auf. Besonders auffällig ist die Situation in La Grangette, wo die pentaploide nsubsp. disjunctus sozusagen in kleinen Monokulturen von der Grössenordnung je eines Quadratmeters wächst: ein Zeichen für das Vorherrschen apomiktischer Fortpflanzung.

Betreffend der Blütezeiten sind die Eltern noch stärker getrennt als R. kuepferi und R. aconitifolius; die Blütezeit der Bastarde ist ebenfalls intermediär. An mehreren Stellen wurden R. kuepferi und R. platanifolius nebeneinander beobachtet, ohne dass Bastarde gefunden werden konnten (Vercors: ku 13, pl 13; Col de Tende: ku 32, pl 32; Zwischbergental: ku 106, pl 106; Furkapass: ku 110, pl 110). An diesen Fundorten hatte R. platanifolius zur Blütezeit von R. kuepferi jeweils erst Knospen, oder R. kuepferi war beim Blühen von R. platanifolius meist längst verblüht. Nur an wenigen Fundorten konnten aufgrund synchroner Blüte einzelner Exemplare von R. kuepferi und R. platanifolius Bastarde angetroffen werden (Kap. 6.3).

# **6.3. GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG** (Fig. 12)

# R. kuepferi

ist auf die Alpen und wenige Fundstellen auf Korsika beschränkt (KÜPFER 1974): Die diploide Sippe (R. kuepferi subsp. kuepferi) besitzt ein zerstreutes Areal von den Ligurischen Alpen zu den Alpes de Provence und den westlichen Voralpen (Vercors). Die tetraploide subsp. orientalis besiedelt ein ausgedehntes Gebiet von den Alpes Maritimes bis ins östliche Tirol. Kontaktzonen gibt es vermutlich im südlichen Vercors und nachgewiesenermas-

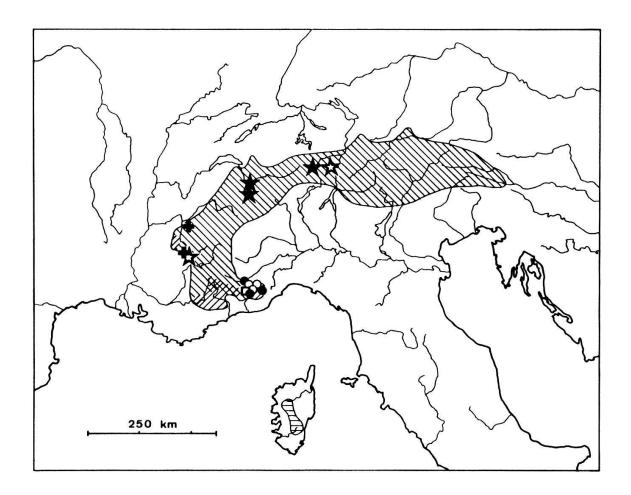


Fig. 12. Geographische Verbreitung von Ranunculus kuepferi und R. kuepferi x R. aconitifolius s.l.

Geographical distribution of Ranunculus kuepferi and R. kuepferi x R. aconitifolius s.l.

#### R. kuepferi (erweitert nach KUPFER 1974)

✓ subsp. kuepferi (2n=16)
 ✓ heteroploide Populationen (2n=16, 24, 32, 40)
 ✓ subsp. orientalis (2n=32)
 ✓ 2n=?

#### R. x lacerus (R. kuepferi x R. aconitifolius)

- nsubsp. lacerus (2n=16); Alpes Maritimes: Valle San Giovanni (xb 35, Kap. 2.2), Vallone Cravina (xb 37), Pizzo d'Ormea (OZENDA 1953)
- nsubsp. valesiacus (2n=40); Aostatal: Gr. St. Bernhard (xb 51), Wallis: Val de Bagnes (xb 87), Tessin: Val Piora (xb 119)

#### R. x scissus (R. kuepferi x R. platanifolius)

- o nsubsp. scissus (2n=16); Alpes Maritimes: Vallone Cravina (xc 40), Vallone degli Arpi (leg. C. Bicknell, Herbarium G-BU), Mont Mascaron (leg. C. Bicknell, G-BU)
- □ nsubsp. disjunctus (2n=32); Alpes Maritimes: Valle San Giovanni (xc 34)
- nsubsp. disjunctus (2n=40); Dauphiné: La Grangette (xc 18), Graubünden: Wandflue (xc 128)

#### R. kuepferi x R. aconitifolius s.l.

◆ 2n = ?; Dauphiné: Montagne d'Aurouze (ROUY und FOUCAUD 1893), Champ-Rousse bei Vizille (GRENIER und GODRON 1848)

sen in den Alpes Maritimes, wo an mehreren Stellen heteroploide Populationen mit intraspezifischen (triploiden und zum Teil pentaploiden) Bastarden festgestellt wurden: Col des Champs, Col de la Cayolle, Montagne de l'Alp, Gegend des Mont Mounier und des Col de Tende (Kap. 6.4 sowie Huber 1985, Vuille und Küpfer 1985).

R. kuepferi gehört in die Artengruppe des R. pyrenaeus L. Von den zwei andern Taxa der Gruppe kommt R. pyrenaeus L. in den Pyrenäen, R. angustifolius DC. in den Ostpyrenäen und der Sierra Nevada (Südostspanien) vor (Küpfer 1974).

Die Vorkommen auf Korsika werden von Pignatti (1982) nicht dem Taxon R. kuepferi, sondern R. pyrenaeus zugeordnet.

## R. aconitifolius s.l.

R. aconitifolius und R. platanifolius haben ausgedehnte Verbreitungsareale in Mittel- und Südeuropa; R. platanifolius besitzt zudem Vorkommen in Westskandinavien (Kap. 5.3).

### R. kuepferi x R. aconitifolius s.l.

Sowohl R. aconitifolius als auch R. platanifolius sind im Verbreitungsareal von R. kuepferi fast durchwegs vorhanden; lediglich auf Korsika kommt neben R. kuepferi nur R. platanifolius vor.

Die Fundorte von diploiden Bastarden (R. x lacerus nsubsp. lacerus und R. x scissus nsubsp. scissus) sowie einer Population von tetraploidem R. x scissus nsubsp. disjunctus liegen in den Alpes Maritimes (vor allem im Gebiet des Val di Pesio), diejenigen von pentaploiden Bastarden (R. x lacerus nsubsp. valesiacus und R. x scissus nsubsp. disjunctus) in den West- und Zentralalpen. Triploide Bastardexemplare wurden keine gefunden.

Bei den zwei Westalpenlokalitäten am Montagne d'Aurouze (Rouy und Foucaud 1893) und bei Vizille (Grenier und Godron 1848) ist fraglich, ob R. aconitifolius oder R. platanifolius als Elter beteiligt war. Da die beiden Fundorte im Areal der tetraploiden R. kuepferi - Sippe liegen, handelt es sich vermutlich, wie bei allen andern untersuchten Bastarden ausserhalb der Alpes Maritimes, um pentaploide Exemplare. Allerdings existiert im Herbarium von Paris (P) ein Beleg von R. x scissus nsubsp. scissus, der mit "Mont Aurouze (Dauphiné)" bezeichnet ist. Ob es sich bei dieser weder mit Datum noch Sammler bezeichneten Angabe wirklich um den Fundort der vorliegenden Pflanze handelt, ist fraglich. Ebenso fraglich ist ein Beleg des-

selben Bastardtaxons im Herbarium von Lyon (LY) mit der von Gandoger unterzeichneten Angabe "Savoie 1857"; denn die diploide Sippe von R. kuepferi ist aus diesem Gebiet nicht angegeben. Ein weiterer Fundort liegt nach Rouy und Foucaud (1893) in Charoze bei Die (Westalpen). Da keine zutreffende Ortsbezeichnung in der Nähe von Die ausfindig gemacht werden konnte und die Stadt ausserhalb des Verbreitungsareals von R. kuepferi liegt, ist dieser Fundort in Fig. 12 nicht eingezeichnet. Ebenso weggelassen sind einige weitere, unbestätigte Lokalitäten im Val di Pesio, die auf Herbaretiketten oder in der Literatur vermerkt sind (Burnat 1892, 1902; Rouy 1895a); es dürfte sich dabei um diploide Bastarde handeln. Auch eine ungenaue Angabe vom Rhonegletscher (Jaccard 1895) und einige sehr alte Angaben aus der Dauphiné (VILLARS 1789) sind nicht berücksichtigt.

Zusätzlich zu den natürlichen Fundorten existieren in den Herbarien NEU, P, ZT und offensichtlich auch GOET (keine Herkunftsangaben) Belege von R. x scissus nsubsp. scissus aus den Botanischen Gärten Göttingen, Berlin sowie aus Grenoble (Jardin de Liottard), wo die Bastarde nach BURNAT (1892) zwischen den Eltern spontan entstanden sein sollen.

#### 6.4. CHROMOSOMENZAHLEN

# R. kuepferi (Tab. 9, Fig. 13)

Die Zählungen an 215 Pflanzen aus 21 Populationen bestätigen das Vorkommen rein diploider Populationen in den West- und Südwestalpen und rein tetraploider Populationen in den zentralen und östlichen Alpen. In den Kontaktzonen der beiden Chromosomensippen (Alpes Maritimes) konnten neben diploiden und tetraploiden auch triploide und pentaploide Individuen gefunden werden.

Die triploiden Pflanzen werden als intraspezifische Bastarde zwischen diploiden und tetraploiden Individuen von *R. kuepferi* gedeutet (HUBER 1985). Sie könnten auch aus einem unreduzierten und einem reduzierten Gameten zweier diploider *R. kuepferi* - Pflanzen entstehen (VUILLE, mündlich).

Pentaploide Exemplare sind extrem selten: Bei einer einzigen Pflanze aus einer Mischpopulation wurde 2n = 40 festgestellt. Die Zahl 2n = 5x wird

Zählungen aus der Literatur – coun	ts from the literature	
Materialherkunft	Autoren	2n
CH: Gr. St. Bernhard F: Dauphiné I: Aostatal CH: Zentralalpen F: Var F: Dauphiné F: Hautes-Alpes I: Valle di Cogne F: Hautes-Alpes	Langlet 1932 Favarger 1965 Favarger 1965 Gregson 1965 Guinochet 1967 Favarger und Küpfer 1968 Favarger und Küpfer 1968 Favarger und Küpfer 1968 Favarger und Küpfer 1968	32 32 32 32 16 32 ca. 32 32 ca. 32
F: Vercors F: Isère F: Var (2 Fundorte) F: Alpes Maritimes F: Savoie F: Hautes-Alpes F: Basses-Alpes (3 Fundorte) F: Alpes Maritimes (3 Fundorte) CH: Wallis (3 Fundorte) (Alpes Maritimes, Zentralalpen) F: Alpes Maritimes I: Alpes Maritimes CH: Zentralalpen F: Alpes Maritimes (2 Fundorte)	RITTER 1972b, c  KÜPFER 1974  HÜBER 1984  HUBER 1985  HUBER 1985  VUILLE in VUILLE und KÜPFER 1985	16 16 16 16 32 32 32 32 32 32 24, 32 24, 32 16, 24 32 16, 24, 32, 40

Eigene Untersuchungen (ku 25, ku 35 und ku 116 [Kap. 2.2] z.T. aus HUBER 1985) – own investigations (ku 25, ku 35 and ku 116 [chapter 2.2] partly from HUBER 1985)

Materialherkunft	Anzahl 2n=16		n mit 2n=32	übrige
F: Dauphiné, Vercors, 1510 m (ku 13, Kap. 2.2) I: Alpes Mar., Vallone Cravina, 1930 m (ku 37) I: Alpes Mar., Vallone Cravina, 1900 m (ku 40) I: Alpes Mar., Vallone degli Arpi, 1700 m (ku 44) F: Alpes Mar., Montagne de l'Alp, 1830 m (ku 23) I: Alpes Mar., Col de Tende, 1800 m (ku 31) I: Alpes Mar., Valle San Giovanni, 1640 m (ku 35) I: Alpes Mar., Valle San Giovanni, 1500 m (ku 34) F: Alpes Mar., Tête de Sadour, 2200 m (ku 25) F: Alpes Mar., Col della Perla, 2020 m (ku 29) F: Dauphiné, La Grangette, 1820 m (ku 18) I: Gr. St. Bernhard, 2050 m (ku 50) I: Gr. St. Bernhard, 2270 m (ku 51) I: Südtirol, Seiser Alm, 2180 m (ku 60) CH: Wallis, Val de Bagnes, 2100 m (ku 87) CH: Wallis, Grächen, 1750 m (ku 95) CH: Tessin, Val Sambuco, 1730 m (ku 116) CH: Tessin, Val Piora, 1920 m (ku 119) CH: Graubünden, Wandflue, 2150 m (ku 128) CH: Graubünden, Samnaun, 2360 m (ku 144) A: Osttirol, Lienz, 2120 m (ku 147)	10 10 5 10 6 6 6	3 6 10 12 14 6	1 3 4 8 6 12 9 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5 5	2 (2n=31,40) 1 (2n=33)

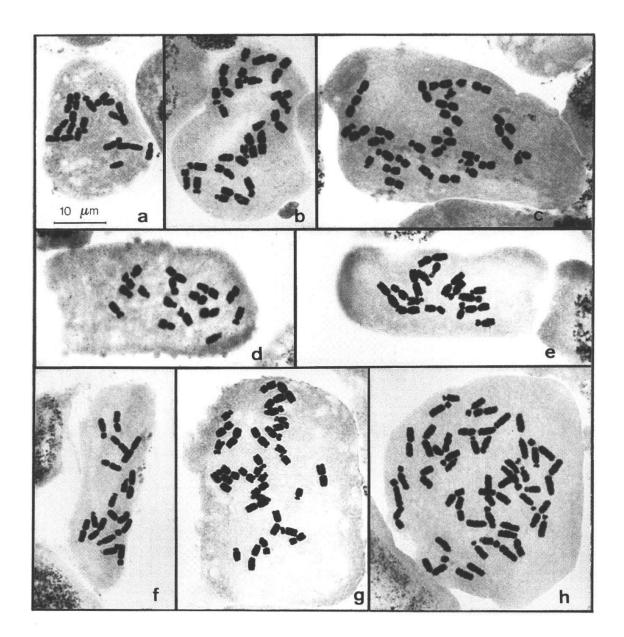


Fig. 13. Chromosomenzahlen von Ranunculus kuepferi, R. aconitifolius s.l. und Basarden davon; Metaphasen aus Wurzelspitzen (Massstab siehe a).

Chromosome numbers of Ranunculus kuepferi, R. aconitifolius s.l., and hybrids of them; metaphases from root tips (scale see a).

- a) R. kuepferi subsp. kuepferi (Vallone degli Arpi; ku 44, Kap. 2.2): 2n = 16
- b) R. kuepferi subsp. orientalis (Valle San Giovanni; ku 34): 2n = 24
- c) R. kuepferi subsp. orientalis (Val Piora; ku 119): 2n = 32
- d) R. aconitifolius (Davos; ac 135): 2n = 16
- e) R. platanifolius (Zinal; pl 96): 2n = 16
- f) R. x lacerus nsubsp. lacerus (Valle San Giovanni; xb 35): 2n = 16
- g) R. x scissus nsubsp. disjunctus (Valle San Giovanni; xc 34): 2n = 32
- h) R. x scissus nsubsp. disjunctus (Wandflue; xc 128): 2n = 40

auch von Vuille (in Vuille und Küpfer 1985) erwähnt. Bei der pentaploiden Pflanze handelt es sich vermutlich um einen intraspezifischen Bastard von R. kuepferi, entstanden aus einem unreduzierten weiblichen Gameten eines tetraploiden (4x) und einem reduzierten männlichen Gameten eines diploiden Individuums (1x). Nach Vuille (mündlich) sind polyploide Exemplare von R. kuepferi zumindest teilweise apospor. In wenigen Metern Abstand von der pentaploiden Pflanze wuchsen sowohl R. seguieri als auch Bastarde R. kuepferi x R. seguieri (Kap. 7). Aufgrund der Blattform liegen jedoch bei der pentaploiden keine Introgressionen durch R. seguieri vor.

Alle Pflanzen bis auf zwei Exemplare erwiesen sich als euploid mit x = 8. Bei den zwei aneuploiden Individuen handelt es sich um eine hypotetraploide (2n = 4x - 1 = 31) und um eine hypertetraploide Pflanze (2n = 4x + 1 = 33). Die hypotetraploide stammt aus einer Population, in der auch Bastarde R. kuepferi x R. seguieri vorkommen; die hypertetraploide aus einer solchen, in der auch R. kuepferi x R. platanifolius wächst. Ob die Aneuploidie der beiden Individuen mit dem Vorkommen von Bastarden zusammenhängt, ist fraglich. Bei R. kuepferi x R. seguieri von einem andern Fundort konnte ebenfalls an zwei Exemplaren Aneuploidie nachgewiesen werden (Kap. 7.4).

#### R. aconitifolius s.l.

Die Zählungen an R. aconitifolius und R. platanifolius von mehreren Fundorten ergaben 2n = 16 (Kap. 5.4).

# R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. (Tab. 10, Fig. 13)

Von 9 Fundorten wurden insgesamt 117 Bastardindividuen untersucht. Dabei wurden diploide, tetraploide und pentaploide Chromosomenzahlen festgestellt (x = 8).

Bei Langlet (1936) findet man für R. x lacerus die Angabe 2n = 14. Dabei handelt es sich wahrscheinlich um eine Verwechslung der Früchtchen, die Langlet angeblich aus Bologna erhalten hat. Die erste Zählung an einem Bastard R. kuepferi x R. aconitfolius s.l. findet man in Huber (1984): 2n = 32 bezieht sich auf ein Exemplar von R. x scissus nsubsp. disjunctus aus dem Valle San Giovanni (xc 34, Kap. 2.2).

Die Chromosomenzahl der Bastarde R. kuepferi x R. aconitifolius s.1. von ein und demselben Fundort ist einheitlich. Dies trifft bei R. kuepferi x R. seguieri und R. parnassifolius x R. seguieri nicht zu (Kap. 7.4, 8.4).

**Tab. 10.** Chromosomenzählungen an Ranunculus kuepferi x R. aconitifolius s.l. (xb 51, xb 119, xc 34, xc 128 [Kap. 2.2] z.T. aus Huber 1985). Chromosome counts on Ranunculus kuepferi x R. aconitifolius s.l. (xb 51, xb 119, xc 34, xc 128 [chapter 2.2] partly from Huber 1985).

Materialherkunft		Pflanzer 2n=32	
R. kuepferi x R. aconitifolius I: Alpes Mar., Valle San Giovanni, 1640 m (xb 35, Kap. 2.2) I: Alpes Mar., Vallone Cravina, 1930 m (xb 37) I: Gr. St. Bernhard, 2270 m (xb 51) CH: Wallis, Val de Bagnes, 2100 m (xb 87) CH: Tessin, Val Piora, 1920 m (xb 119)	1 20		15 15 15
R. kuepferi x R. platanifolius  I: Alpes Mar., Vallone Cravina, 1900 m (xc 40)  I: Alpes Mar., Valle San Giovanni, 1500 m (xc 34)  F: Dauphiné, La Grangette, 1820 m (xc 18)  CH: Graubünden, Wandflue, 2130 m (xc 128)	1	15	15 20

Die verschiedenen Chromosomenzahlen der Bastarde lassen sich durch das unterschiedliche Fortpflanzungsverhalten diploider und polyploider Pflanzen von R. kuepferi erklären (Tab. 11):

Diploide Bastarde entstehen aus reduzierten, haploiden Gameten (n = 8) diploider Exemplare von R. kuepferi (Gamet: K) und ebenfalls haploiden Gameten von R. aconitifolius (A) respektive R. platanifolius (B). Die Pollenfertilität der Elterntaxa beträgt bei den meisten Individuen 80-100% (Kap. 6.5.1); dies ist ein Zeichen dafür, dass die Meiose der männlichen Gameten normal abläuft. An den Fundorten der diploiden Bastarde wurden erwartungsgemäss diploide Exemplare von R. kuepferi gefunden: im Vallone Cravina (ku 37, 40; Tab. 9) ausschliesslich diploide, im Valle San Giovanni (ku 35) diploide und polyploide.

Tetraploide und pentaploide Bastarde sind wahrscheinlich durch gelegentliche Befruchtung apospor gebildeter weiblicher Gameten von triploidem (KKK) respektive tetraploidem (KKKK) *R. kuepferi* mit Pollen von *R. aconitifolius* oder *R. platanifolius* entstanden. Eine hybridogene Entstehung aus unreduzierten und reduzierten Gameten wurde schon früher angenommen (HUBER 1985).

Bei polyploiden Sippen von R. parnassifolius L., einer R. kuepferi sehr

**Tab. 11.** Entstehung verschiedener Karyotypen bei  $F_1$ -Bastarden von Ranunculus kuepferi x R. aconitifolius s.l.

Origin of various caryotypes in F<sub>1</sub>-hybrids of Ranunculus kuepferi x R. aconitifolius s.l.

KA: R. x lacerus nsubsp. lacerus KB: R. x scissus nsubsp. scissus KKKKA:

R. x lacerus nsubsp. valesiacus

KKKB, KKKKB: R. x scissus nsubsp. disjunctus

Karyotyp		R. kuepferi										
Game	ten	KK K	ККК	KKKK								
R. aconitifolius	AA A	KA		KKKKA								
R. platanifolius	ВВ	КВ	КККВ	ККККВ								

nahe stehenden Art der Sektion *Ranuncella*, wurde Apomixis festgestellt und ein Aposporiegrad von rund 20-70% beobachtet (Vuille und Küpfer 1985). Ähnliche Verhältnisse liegen auch bei polyploiden Individuen von *R. kuepferi* vor (Vuille, mündlich).

Bei experimentellen Rückkreuzungen von partiell aposporen, triploiden und tetraploiden Taxa (Mutterpflanzen) der Gruppe des R. auricomus L. mit einer sexuellen, diploiden Art (Pollenspender) entstanden unter anderen ebenfalls tetraploide respektive pentaploide Nachkommen (Nogler 1984). Entsprechende Entstehungsweisen werden auch bei tetra- und pentaploiden Bastarden von R. kuepferi x R. seguieri (Kap. 7 sowie Huber 1986) und bei pentaploiden Kombinationen von R. parnassifolius mit R. amplexicaulis L., R. pyrenaeus L. (Vuille 1987) und R. seguieri (Kap. 8) angenommen.

Weder an Fundorten diploider, noch an solchen polyploider R. kuepferi - Pflanzen wurden triploide Bastarde gefunden. Entweder werden bei R. kuepferi nur sehr selten diploide Gameten gebildet (sei es von diploiden Exemplaren unter Auslassen der Meiose, sei es von tetraploiden auf meiotischem Weg), oder die diploiden R. kuepferi - Gameten sind mit (haploiden) Gameten von R. aconitifolius oder R. platanifolius nicht oder äusserst sel-

ten kompatibel. Für das Fehlen triploider Bastarde aufgrund mangelnder Kompatibilität spricht die Tatsache, dass im Bastardkomplex R. kuepferi x R. seguieri triploide Hybriden häufig vorkommen (Kap. 7.4 sowie HUBER 1986).

Rückkreuzungen mit  $F_1$ -Bastarden von R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. sind wahrscheinlich selten: Die diploiden Hybriden einerseits sind (sowohl bezüglich der Ausbildung des Pollens, als auch der Früchtchen) nahezu steril (Kap. 6.5, 6.6). Bei den polyploiden andererseits kommt sehr wahrscheinlich (wie bei polyploiden Individuen von R. kuepferi) apomiktische Fortpflanzung vor. Hexaploide Exemplare, deren Entstehung durch gelegentliche Befruchtung pentaploider Bastarde mit (haploidem) Pollen von R. aconitifolius s.l. denkbar wäre, wurden keine gefunden.

Für die Zukunft sind chromosomenmorphologische Untersuchungen an R. kuepferi x R. aconitifolius und R. kuepferi x R. platanifolius geplant, um neben den phänotypischen Merkmalen (Kap. 6.1) eine zusätzliche Unterscheidungsmöglichkeit zwischen den beiden Bastardkombinationen zu erhalten; nach Seitz (1972) sind die Karyogramme von R. aconitifolius und R. platanifolius leicht verschieden.

#### 6.5. POLLENUNTERSUCHUNGEN

## **6.5.1. Pollenfertilität** (Fig. 6 und 14)

#### Eltern

Die diploide Sippe von R. kuepferi zeigt wie R. aconitifolius und R. platanifolius in den meisten Fällen eine Pollenfertilität von 80-100%; die triploiden und tetraploiden R. kuepferi - Individuen haben, als Folge gestörter Meiose, nur 10-50% gut ausgebildete Pollenkörner. Bei einem hypertetraploiden Exemplar von R. kuepferi (2n = 4x + 1 = 33) von La Grangette (ku 18, Kap. 2.2) waren keine normalentwickelten Pollenkörner vorhanden.

Schon bei Briquet (in Burnat 1892) findet man den eigenen Resultaten ähnliche Angaben für R. aconitifolius und offensichtlich diploiden R. kuepferi. Küpfer (1974) fand an mehreren Populationen in guter Übereinstimmung mit den erhaltenen Ergebnissen für die diploide R. kuepferi - Sippe eine Pollenfertilität von nahezu 100%, für die tetraploide eine von 20–50%. Werte von 15-40% für triploide und tetraploide R. kuepferi -

Pflanzen sind auch in HUBER (1984) erwähnt. Mit der Reduktion der Pollenfertilität geht eine Verminderung der Früchtchenbildung polyploider Exemplare von R. kuepferi einher, während sich fast sämtliche Früchtchen diploider gut entwickeln (Kap. 6.1, 6.6 sowie KÜPFER 1974).

#### **Bastarde**

Alle Ploidiestufen von R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. zeigen eine reduzierte Pollenfertilität.

Diploide Hybriden sind nahezu steril: In Ergänzung zu der in Fig. 14 dargestellten Population von R. x lacerus nsubsp. lacerus aus dem Vallone Cravina (xb 37, Kap. 2.2) wurde von demselben Taxon ein Exemplar aus dem Valle San Giovanni (xb 35) sowie eine Pflanze von R. x scissus

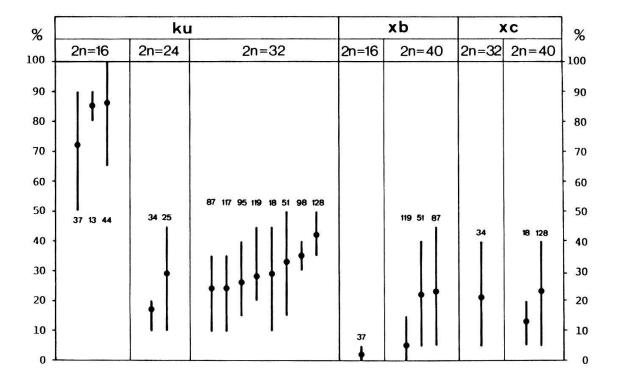


Fig. 14. Pollenfertilität verschiedener Ploidiestufen von Ranunculus kuepferi (ku), R. kuepferi x R. aconitifolius (xb) und R. kuepferi x R. platanifolius (xc). Jeder Punkt bezeichnet den Mittelwert, jeder Balken den Streuungsbereich von je 10 Pflanzen derselben Population. Die Nummern beziehen sich auf die Fundorte der Populationen (Kap. 2.2).

Pollen fertility of various ploidy levels of Ranunculus kuepferi (ku), R. kuepferi x R. aconitifolius (xb), and R. kuepferi x R. platanifolius (xc). Each solid circle marks the mean value, each bar the range of 10 plants of the same population. The numbers refer to the localities of the populations (chapter 2.2).

nsubsp. scissus aus dem Vallone Cravina (xc 40) untersucht. Alle Exemplare zeigten lediglich 0-5% gut ausgebildete Pollenkörner. Auch die Früchtchenbildung bleibt bei den diploiden Hybriden fast ganz aus (Kap. 6.1, 6.6). Nach Briquet (in Burnat 1892) sind bei R. x lacerus nsubsp. lacerus lediglich bis zu 30% anormale Pollenkörner vorhanden, was auf einer Fehlinterpretation beruhen muss.

Die polyploiden Hybriden R. x lacerus nsubsp. valesiacus und R. x scissus nsubsp. disjunctus zeigen eine untereinander ähnlich tiefe Pollenfertilität, die im Durchschnitt etwas unter derjenigen triploider und tetraploider R. kuepferi - Pflanzen liegt. Entsprechendes gilt für die Früchtchenausbildung (Kap. 6.1, 6.6).

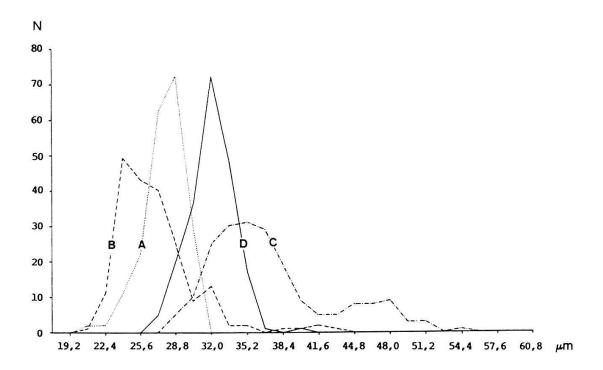


Fig. 15. Pollendurchmesser verschiedener Ploidiestufen von Ranunculus kuepferi. N: Anzahl Pollenkörner; pro Population wurden 200 Körner (je 20 von 10 Pflanzen) ausgemessen.

Diameter of pollen of various ploidy levels of Ranunculus kuepferi. N: Number of pollen grains; 200 grains (20 from every 10 plants) per population were measured.

- A) subsp. kuepferi (2n = 16), Vallone Cravina (ku 37, Kap. 2.2)
- B) subsp. orientalis (2n = 24), Valle San Giovanni (ku 34)
- C) subsp. orientalis (2n = 32), Gr. St. Bernhard (ku 51)
- D) subsp. orientalis (2n = 32), Val Piora (ku 119)

## 6.5.2. Pollendurchmesser (Tab. 5 und 12; Fig. 15 und 16)

#### Eltern

Die mittleren Durchmesser der Pollenkörner von diploidem *R. kuepferi* liegen zwischen 27 und 28 µm und variieren, wie die durchschnittlich etwas kleineren Pollen von *R. aconitifolius* und *R. platanifolius*, nur wenig. Die gut entwickelten Pollenkörner triploider Individuen von *R. kuepferi* liegen in demselben Grössenbereich wie jene diploider, unterscheiden sich jedoch etwas mehr untereinander. Bei tetraploiden *R. kuepferi* - Individuen sind

**Tab. 12.** Pollendurchmesser verschiedener Ploidiestufen von Ranunculus kuepferi und R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. Diameter of pollen of various ploidy levels of Ranunculus kuepferi and R. kuepferi x R. aconitifolius s.l.

Materialherkunft	Pollendurchmesser (µm)						
Materiamerkumt	Mittel- wert	Standard- abweichung					
R. kuepferi							
2n = 16. Vercors (ku 13, Kap. 2.2) Vallone Cravina (ku 37) Vallone degli Arpi (ku 44)	27.4 27.8 28.0	± 1.8 ± 1.9 ± 2.5					
2n = 24. Tête de Sadour (ku 25) Valle San Giovanni (ku 34)	28.1 26.9	± 2.6 ± 3.6					
2n = 32. Gr. St. Bernhard (ku 51) Grächen (ku 98) Val Piora (ku 119)	37.2 34.2 32.0	± 5.5 ± 2.3 ± 2.0					
R. kuepferi x R. aconitifolius							
2n = 16. Vallone Cravina (xb 37)	31.1	± 6.2					
2n = 40. Gr. St. Bernhard (xb 51) Val de Bagnes (xb 87) Val Piora (xb 119)	36.5 36.5 35.8	± 5.3 ± 2.8 ± 3.6					
R. kuepferi x R. platanifolius							
2n = 32. Valle San Giovanni (xc 34)	34.6	± 3.1					
2n = 40. La Grangette (xc 18) Wandflue (xc 128)	36.5 34.1	± 2.9 ± 3.2					

die Pollenkörner nun im Mittel wesentlich grösser (32-38  $\mu$ m) und variieren im allgemeinen stark, wobei grosse Unterschiede zwischen den verschiedenen Populationen sowie zwischen Individuen derselben Population vorkommen.

#### Bastarde

Diploide Exemplare (R. x lacerus nsubsp. lacerus) haben durchschnittlich einen auffallend grösseren Pollendurchmesser (etwa 31 µm) als die Elterntaxa. Dies ist durch das häufige Vorkommen grosser Pollenkörner im Durchmesserbereich von 35-48 µm bedingt. Polyploide Bastarde (R. x lacerus nsubsp. valesiacus, R. x scissus nsubsp. disjunctus) zeigen bezüglich Grösse und Streuung der Pollendurchmesser ein ähnliches Verhalten wie tetraploide R. kuepferi - Exemplare.

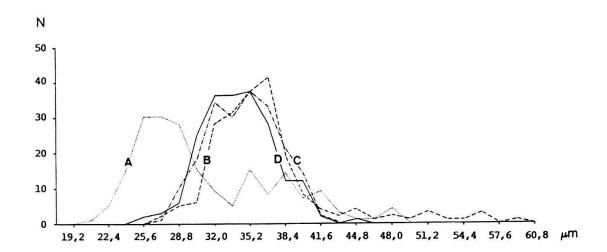


Fig. 16. Pollendurchmesser verschiedener Ploidiestufen von Ranunculus kuepferi x R. aconitifolius s.l. N: Anzahl Pollenkörner; pro Population wurden 200 Körner (je 20 von 10 Pflanzen) ausgemessen.

Diameter of pollen of various ploidy levels of Ranunculus kuepferi x R. aconitifolius s.l. N: Number of pollen grains; 200 grains (20 from every 10 plants) per population were measured.

#### R. x lacerus (R. kuepferi x R. aconitifolius)

- A) nsubsp. lacerus (2n = 16), Vallone Cravina (xb 37, Kap. 2.2)
- B) nsubsp. valesiacus (2n = 40), Gr. St. Bernhard (xb 51)

## R. x scissus (R. kuepferi x R. platanifolius)

- C) nsubsp. disjunctus (2n = 32), Valle San Giovanni (xc 34)
- D) nsubsp. disjunctus (2n = 40), Wandflue (xc 128)

Die extremen Grössenunterschiede der Pollenkörner bei polyploiden Sippen von *R. kuepferi* und bei diploiden und polyploiden Bastarden weisen auf unterschiedliche Chromosomeninhalte hin, insbesondere auf das Vorkommen unreduzierter Chromosomensätze. Ähnliche Beobachtungen machten Urbanska und Landolt (1972) in der Gattung *Cardamine* L.

## 6.6. BESTÄUBUNGSEXPERIMENTE

## 6.6.1. Selbstbestäubungen

## R. kuepferi (Tab. 13)

Die Untersuchungen ergaben ein unterschiedliches Verhalten von diploiden und polyploiden *R. kuepferi* - Pflanzen. Die diploide (sich sexuell fortpflanzende) Sippe ist in hohem Mass selbststeril. Die polyploiden (apomiktischen) *R. kuepferi* - Individuen sind hingegen reduziert selbstfertil. Ihre Früchtchenbildung ist sehr wahrscheinlich infolge Meiosestörungen vermindert. Dies kann auch bei Fremdbestäubungen beobachtet werden (Kap. 6.6.2). Bei selbstbestäubtem tetraploidem *R. kuepferi* keimten von 30 ausgesäten Früchtchen deren 22.

### R. aconitifolius s.l.

R. aconitifolius und R. platanifolius sind, wie die diploide Sippe von R. kuepferi, hochgradig selbststeril (Kap. 5.6.1).

## R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. (Tab. 13)

Diploide Bastarde von R. kuepferi mit R. aconitifolius oder mit R. platanifolius zeigen allgemein eine fast vollständige Sterilität (Kap. 6.1., 6.5, 6.6.3); R. x lacerus nsubsp. lacerus erwies sich dementsprechend auch als selbststeril. Nach Selbstbestäubungen von tetraploidem R. kuepferi x R. platanifolius hingegen bildeten sich viele Früchtchen (durchschnittlich mehr als bei polyploiden R. kuepferi - Pflanzen); bei pentaploiden Bastarden von R. kuepferi x R. aconitifolius aber entstanden nur vereinzelte Früchtchen. Das quantitativ unterschiedliche Verhalten zwischen tetraploiden und pentaploiden Hybridtaxa zeigt sich in gleicher Weise bei experimentellen Rückkreuzungen (Kap. 6.6.3).

Tab. 13. Selbstbestäubungen an verschiedenen Ploidiestufen von Ranunculus kuepferi und natürlich entstandener Bastarde von R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. Self-pollinations on various ploidy levels of Ranunculus kuepferi and of naturally originated hybrids of R. kuepferi x R. aconitifolius s.l.

Taxon	2n	Bestäubte Blüten	Blüten mit Früchtchen- bildung	Total gebildete Früchtchen
R. kuepferi	16	10	4	7
R. kuepferi	24	5	3	15
R. kuepferi	32	10	8	49
R. x lacerus nsubsp. lacerus R. x lacerus nsubsp. valesiacus R. x scissus nsubsp. disjunctus	16	3	0	0
	40	5	2	2
	32	5	4	44

## 6.6.2. Fremdbestäubungen

Bei R. kuepferi entwickelten sich an allen 10 bestäubten Blüten diploider Exemplare eine Vielzahl von Früchtchen (insgesamt 295). Von ebenso vielen Blüten tetraploider R. kuepferi - Pflanzen zeigten nur 6 einen Früchtchenansatz und bildeten total 31 Früchtchen. Ein stark verminderter Früchtchenansatz an tetraploiden Individuen von R. kuepferi kann auch in der Natur beobachtet werden (Kap. 6.1).

Bei R. aconitifolius s.l. war der Früchtchenansatz normal (Kap. 5.6.2).

## 6.6.3. Kreuzungen

# I) Reziproke Kreuzungen zwischen R. kuepferi und R. aconitifolius s.l. (Tab. 14)

Die Bastardierung von diploidem R. kuepferi mit R. aconitifolius oder mit R. platanifolius ist im Experiment leicht möglich, ungeachtet welcher Partner als Mutterpflanze gewählt wird. Im Gesamt-Mittel werden rund halb so viele Früchtchen gebildet wie bei Fremdbestäubungen der Elterntaxa (Kap. 6.6.2). Alle erhaltenen Keimlinge haben intermediäre (eingeschnittene, gezähnte oder ganzrandig ovale) Blätter. Dies weist auf ihre sexuelle Entstehung hin. Die zytologische Untersuchung kann erst zu einem späteren Zeitpunkt erfolgen.

**Tab. 14.** Reziproke Kreuzungen zwischen Ranunculus kuepferi und R. aconitifolius s.l. Reciprocal crosses between Ranunculus kuepferi and R. aconitifolius s.l.

Kombination  ♀ ♂	2n ♀/♂	Bestäubte Blüten	Blüten mit Früchtchen- bildung	Total gebildete Früchtchen	Keimungsrate der ausgesäten Früchtchen (%)
R. kuepferi x R. aconitifolius	16/16	10	9	97	95
R. aconitifolius x R. kuepferi	16/16	10	10	51	78
R. kuepferi x R. platanifolius	16/16	10	9	71	96
R. platanifolius x R. kuepferi	16/16	10	5	29	58
R. kuepferi x R. aconitifolius	24/16	5	3	25	100
R. aconitifolius x R. kuepferi	16/24	5	1	7	
R. kuepferi x R. platanifolius	24/16	5	5	42	100
R. platanifolius x R. kuepferi	16/24	5	1	1	0
R. kuepferi x R. aconitifolius	32/16	10	3	4	50
R. aconitifolius x R. kuepferi	16/32	10	2	4	0
R. kuepferi x R. platanifolius	32/16	10	4	17	63
R. platanifolius x R. kuepferi	16/32	10	4	5	0

Kreuzungsversuche mit triploidem R. kuepferi sind dann erfolgreich, wenn R. kuepferi Mutterpflanze und R. aconitifolius oder R. platanifolius Pollenspender ist; ob die Nachkommen sexuell oder apomiktisch gebildet werden, kann zum jetzigen Zeitpunkt nicht entschieden werden: Die wenigen Keimlinge lassen vorderhand keine klare morphologische Beurteilung zu, Chromosomenzählungen stehen noch aus.

Bei der Kreuzung von tetraploidem R. kuepferi entstanden nur in der Kombination R. kuepferi (Mutterpflanze) x R. platanifolius (Pollenspender) eine grössere Anzahl Früchtchen. Eine Beurteilung der Nachkommen kann auch hier noch nicht vorgenommen werden.

# II) Reziproke Rückkreuzungen natürlich entstandener Bastarde (Tab. 15)

Diploide Bastarde von R. kuepferi x R. aconitifolius lassen sich mit beiden Eltern erfolgreich rückkreuzen, wenn die Hybriden als Pollenspender dienen (Untersuchungen an einem Exemplar von R. x lacerus nsubsp. la-

**Tab. 15.** Reziproke Rückkreuzungen natürlich entstandener Bastarde von Ranunculus kuepferi x R. aconitifolius s.l. (nssp. lacerus = R. x lacerus nsubsp. lacerus, nssp. valesiacus = R. x lacerus nsubsp. valesiacus, nssp. disjunctus = R. x scissus nsubsp. disjunctus).

Reciprocal back-crosses of naturally originated hybrids of Ranunculus kuepferi x R. aconitifolius s.l. (nssp. lacerus = R. x lacerus nsubsp. lacerus, nssp. valesiacus = R. x lacerus nsubsp. valesiacus, nssp. disjunctus = R. x scissus nsubsp. disjunctus).

Kombination $Q$	2n Q/♂	Bestäubte Blüten	Blüten mit Früchtchen- bildung	Total gebildete Früchtchen
R. kuepferi x nssp. lacerus	16/16	5	<b>4</b>	33
nssp. lacerus x R. kuepferi	16/16	5	1	1
R. aconitifolius x nssp. lacerus	16/16	5	5	15
nssp. lacerus x R. aconitifolius	16/16	5	0	0
R. kuepferi x nssp. disjunctus	32/32	5	5	14
nssp. disjunctus x R. kuepferi	32/32	5	5	77
R. platanifolius x nssp. disjunctus	16/32	5	0	0
nssp. disjunctus x R. platanifolius	32/16	5	5	57
R. kuepferi x nssp. valesiacus	32/40	5	2 3	6
nssp. valesiacus x R. kuepferi	40/32	4		16
R. aconitifolius x nssp. valesiacus nssp.valesiacus x R. aconitifolius	16/40	5	0	0
	40/16	5	1	3
R. platanifolius x nssp. disjunctus	16/40	5	2	2
nssp. disjunctus x R. platanifolius	40/16	5	2	6

cerus aus dem Valle San Giovanni, xb 35, Kap. 2.2). Offensichtlich vermag der Pollenüberschuss die sehr niedrige Pollenfertilität (Kap. 6.5) teilweise zu kompensieren. Als Mutterpflanze eingesetzt, bildete der diploide Bastard hingegen nur in einem Fall ein einziges Früchtchen: Störungen in der Meiose der Embryosackmutterzellen sind die Regel.

Rückkreuzungen von tetraploiden R. x scissus nsubsp. disjunctus mit tetraploidem R. kuepferi und mit R. platanifolius zeigten einen beträchtlichen Früchtchenansatz, wenn entweder R. kuepferi oder der Bastard als Mutterpflanze diente. Aus der Rückkreuzung des Bastards (Mutterpflanze) mit R. platanifolius keimten bereits 51% der Früchtchen. Die Keimlinge konnten jedoch noch nicht zytologisch untersucht werden; aufgrund der

Form ihrer jungen Blätter ist eine apomiktische Entstehung nicht auszuschliessen.

Bei Rückkreuzungen der pentaploiden Bastarde (R. x lacerus nsubsp. valesiacus, R. x scissus nsubsp. disjunctus) entstanden nur wenige Früchtchen; aus der Kombination der nsubsp. disjunctus (Mutterpflanze) mit R. platanifolius keimten deren 4.

# 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 Varelios 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.

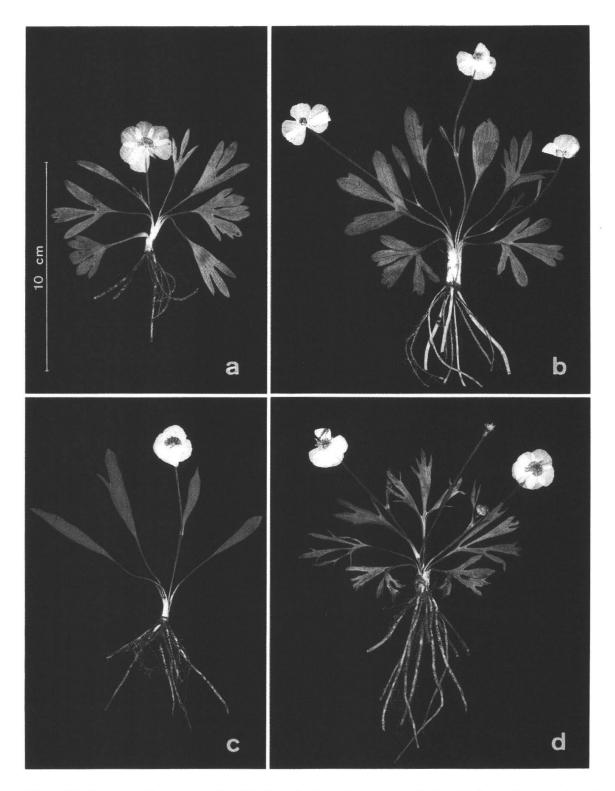


Fig. 17. Ranunculus x yvesii (R. kuepferi x R. seguieri), kultiviert (Faserschopf des Rhizoms z.T. abgefallen; Massstab siehe a – shock of fibers of the rhizome partly fallen off; scale see a).

- 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)

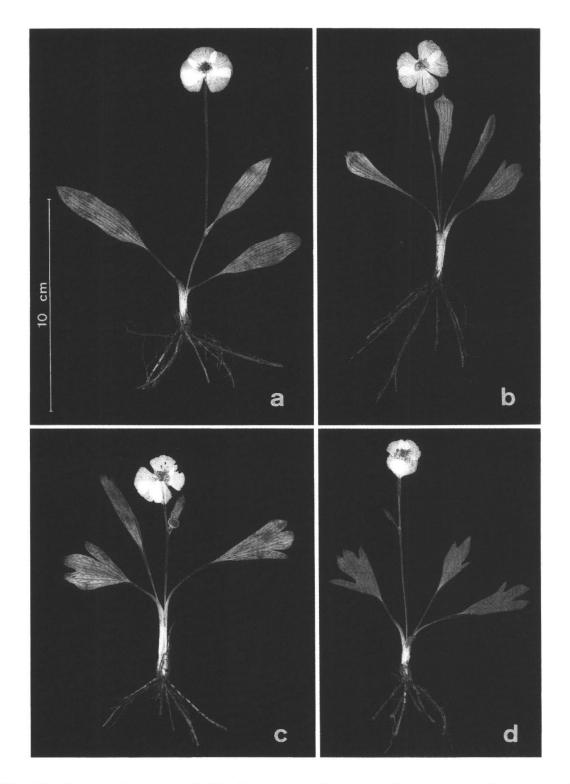


Fig. 18. Ranunculus x yvesii (R. kuepferi x R. seguieri), kultiviert (Faserschopf des Rhizoms z.T. abgefallen; Massstab siehe a – shock of fibers of the rhizome partly fallen off; scale see a).

- 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 Blattzähnung 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 paradoxi*, *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 *Minuar*tia 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 übri-

**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).

	T	-	- 1														
Aufnahme	a	b	С	đ	е	f	g	h	i	k	1	m	n	0	р	q	r
Höhe ü.M. (m)	2200	2020	1980	1620				2430	1980	2380					2240	2380	
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
Ranunculus kuepferi	2	+		•	•				•			•					•
Ranunculus kuepferi x R. seguieri	1	+		•	•										•		800
Ranunculus seguieri	2	+	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2		•	•	1	2
Ranunculus parmassifolius		•			•	•							+	1	1	1	1
Ranunculus parmassifolius x R. seguieri		٠	•	•	٠	•	٠			*	*	٠		•	•	+	r
Arabis alpina			+	r		1											
Athamanta cretensis		•	+	•	•	+	1	1	ě	٠					٠		•
Tussilago farfara		•	1			+	1										100
Ranunculus oreophilus	1	+	1			1	1		+	¥						+	•
Biscutella levigata			+					r	+							r	8.63
Pulsatilla alpina	+			+	+	r	+			×	¥			•			•
Draba aizoides	1			+	+						+						•
Carex sempervirens				+		2	1		+	1	+		1		٠		1
Primula auricula				r	•	+	+										
Festuca pulchella	١.			•	•	1	1	1	+								
Galium anisophyllum				3.00		1	1	+	+					1			+
Bartsia alpina				•		+	r	+		+	+		+				
Gypsophila repens					•	+	1		1								
Poa alpina	1	+				+		+			+	+					r
Leontodon montanus	١.						1	+		+	1		+			+	+
Achillea clavenae								1	+	+	1	r		•	+	+	+
Helianthemum alpestre						٠		2	+	1	+				1	1	+
Ranunculus hybridus								+	+		+					+	+
Bellidiastrum michelii								4					1	+	•		18
Cerastium latifolium													+	+			
Ligusticum mutellina													+	+			2.01
Androsace chamaejasme	١.			•			+						+	+			
Ranunculus alpestris				•			1						+	+			
Dryas octopetala								+			21 E		+		2		53
Arenaria ciliata			1											+	+	+	•
Sesleria coerulea	1		1	+	•	1	2	+	1	1	1		1	+	1	r	r
Thymus polytrichus	1	+	+			1	1	+		+			+	1			+
Oxytropis jacquinii s.l.			1				1	+	+	+			+	+	+	1	r
Polygonum viviparum								+	+	+	+	+		+	+	+	+
Saxifraga aizoides	١.					1	1		+				+	1	1	+	+
Silene acaulis								+		+	+			+	1	1	1
Trisetum distichophyllum			+			1	+	+		ě			+	+			
Linaria alpina			+			+		+						r			+
Campanula cochleariifolia			1				1			+			+	1		+	
Festuca pumila										1	1			1	1	1	1
•	Ĺ							•	•				Ŀ				

Tab. 16. (Forts. - continued)

Aufnahme	а	b	С	đ	е	f	g	h	i	k	1	m	n	0	р	q	r
Centiana verma	+	•						+		•	+	•		+			r
Saxifraga aizoon	.		+						•	+				+	1	+	
Veronica aphylla	١.					1		+				•	+	+			+
Antyllis alpestris							+	+		+	•		+	+		:*:	
Salix serpyllifolia			١,			٠		+		1		+	+	•		+	
Salix retusa								1			1		1	+	1		
Potentilla nitida										+	+				1	1	1
Sesleria sphaerocephala										+	+				+	1	4
Papaver aurantiacum										+	r				r	+	4
Myosotis alpestris	1	+					r				r			•	•		9
Hieracium murorum s.l.			1			+	+						+				3
Carduus defloratus	١.		+	-		1	r						+				-
Doronicum grandiflorum	١.		1			+							+	+			
Thlaspi rotundifolium	١.				+	¥					1				•	r	1
Saxifraga oppositifolia	١.					r	+									+	-
Minuartia verna								+		+	+			1	•		
Pedicularis rostrato-capitata	1.	•						+		+					•	+	-
Galium helveticum	1					+							1				
Potentilla crantzii	1.	+	+									r					
Chrysanthemum halleri		-		-	-	1	1			-	-	2000	+	1000			
Helianthemum grandiflorum						+			- A			- 1	+				
Ranunculus montanus		-			ē			r			-	-	+				
Phyteuma sieberi					•		Ē	-	Ī		·	Ĭ.	25		r	r	
Elyna myosuroides	- 1:	•	•					•	Ċ				1			+	
Cerastium strictum	.	•		•					ė					200		725	
Plantago alpina	1.	2.50	ľ					•			Ů			0. <del></del>	•		
Saxifraga moschata	1	200			0.0	•	9		Ċ			1			7.20		
Erigeron uniflorus	1.	•			•	•			•		•			r		١.	
Plantago fuscescens			1							•				-		١.	
Pedicularis gyroflexa		+			•				ě		8	8	ā	7			
Helictotrichon versicolor	•	+			1.000	1.00	•	•	1	•	•	•		•			
Polygala alpestris				r		•	•	•	<b>T</b>	•	•	•		•	•		
Hippocrepis comosa		•	+	-		r	•	•	•			•		•		•	
		•		2007	100	<b>.</b>	r	•	•	•	•	•		•	3.40		
Phyteuma orbiculare Adenostyles glabra	•	•	1.	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•		
Anemone baldensis		•	[	**	•	•	•	•	•	•	1	•		•	•		
	•	•	*	•	•	•	•	•	٠			•	*	•	•	1:	
Leontopodium alpinum		•	*			•	•	•	•	•	•	•		•	•	*	
Silene vulgaris s.l.	•	•	•	r	+	•	•	•	•	•	*	•			•	•	
Heracleum sphondylium		•	•	r	•		•	•	+	•	•	•		•	•	•	
Hutchinsia alpina		•	•	+	•	•	•	•	•	•	*	•		+	•		
Leontodon hyoseroides					39.0	*	1	•	•	*		•			•		
Cirsium spinosissimum		•	•	•	•	+	•	•	•		•	•	•	+	•	•	
Hedysarum obscurum	1.	•			•	•	+	٠	+	•	•	٠	•	•	٠		
Campanula scheuchzeri		•		•	•	•	+	•	•	•	٠	٠	+	•	•		
Crepis terglouensis	•	•	•	•	•	٠	+	٠	٠	٠	٠	•	١.	+	•		
Pedicularis verticillata		•		•	•	•	1	٠	•	•	٠	•		+	٠		
Aster alpinus		•		٠	٠		1	٠	٠	•	•	٠		•	•	r	
Leontodon hispidus		٠	٠	٠	٠	•	•	٠	+	٠	٠	٠		1	٠	•	
Minuartia sedoides		9.00		٠	•		•	<b>:•</b> 37	٠	+	٠	•		•	•		
Achillea oxyloba	•	٠	٠	•	•	•	•	٠	٠	•	+	٠	٠	٠	٠		
Cerastium uniflorum			3.0	•		: <b>*</b> :			•		+	•		٠	٠	+	
Hutchinsia brevicaulis		•		•	•	•	•	•								r	

#### 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.
- 1) 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	Н	D	L	Т	K
R. seguieri Col della Perla (c, Tab. 16) Reiter Joch (k)	2.4	3.7	2.4	2.6	2.9	4.1	2.0	3.3
	2.5	4.1	1.9	2.6	2.5	4.5	1.4	3.5
R. kuepferi x R. seguieri Tête de Sadour (a) Col della Perla (b)	2.7	3.7	2.1	2.8	3.0	4.2	1.7	3.2
	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), nährstoffund 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).

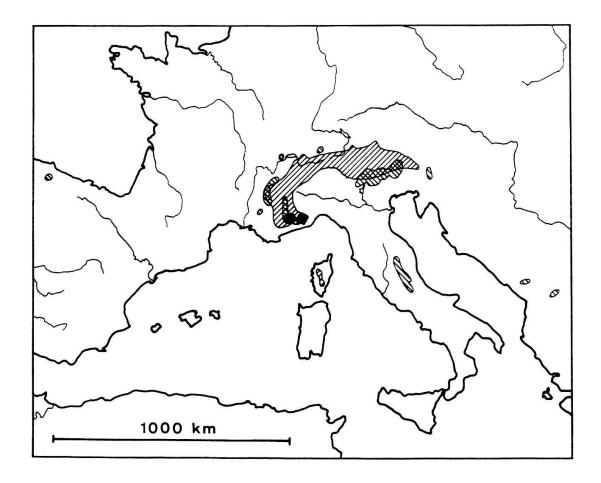


Fig. 19. Geographische Verbreitung von Ranunculus kuepferi, R. seguieri und ihrem Bastard R. x yvesii.

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

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

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

T.			R. kuep	feri	
Karyotyp	neten	KK K	KKK KKK	KKKK KK	KKKK
R. seguieri	SS S	KS	KKKS	KKS	KKKKS

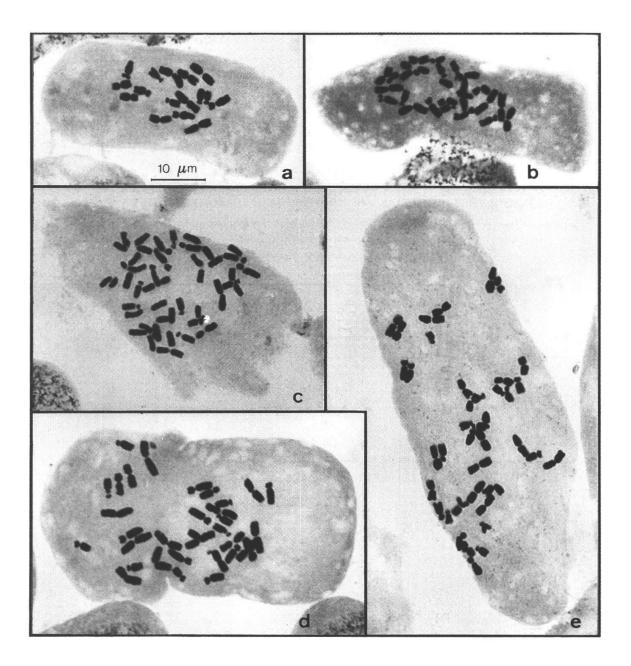


Fig. 20. Chromosomenzahlen von Ranunculus x yvesii (R. kuepferi x R. seguieri) vom Tête de Sadour (xd 25, Kap. 2.2); Metaphasen aus Wurzelspitzen (Massstab siehe a); a) 2n = 16; b) 2n = 24; c) 2n = 32; d) 2n = 33; e) 2n = 40. Chromosome numbers of Ranunculus x yvesii (R. kuepferi x R. seguieri) from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

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

	1	nfertilität %)	Pollendurchmesser (µm)		
Materialherkunft	Mittel- wert	Streuungs- bereich	Mittel- wert	Standard- abweichung	
Col de l'Arc (se 16, Kap. 2.2) Rochers de Bure (se 17) Tête de Sadour (se 25) Col della Perla (se 29)	89 86 94 97	70- 95 50-100 85-100 95-100	33.7 30.8	± 1.8 ± 1.8	
Reiter Joch (se 55) Zochen Pass (se 149)	85 81	50- 95 55- 95	33.3	± 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  $\times$  R. aconitifolius s.l; Kap. 6.5) den grössten Anteil gut ausgebildeter Pollenkörner; die Triploiden haben den kleinsten Anteil. Auch der Früchtchenansatz von R.  $\times$  yvesii ist vermindert (Kap. 7.1, 7.6). Der Pollendurchmesser der diploiden Exemplare ist am kleinsten und variiert nur wenig (Mittelwert mit Standardabweichung:  $25.0 \pm 1.8 \mu m$ ). Der mittlere Pollendurchmesser von triploiden und tetraploiden Bastarden ist je um einige  $\mu m$  grösser und weist eine breite Streuung auf (Triploide:  $29.3 \pm 3.8 \mu m$ , Tetraploide:  $32.4 \pm 3.3 \mu m$ ).

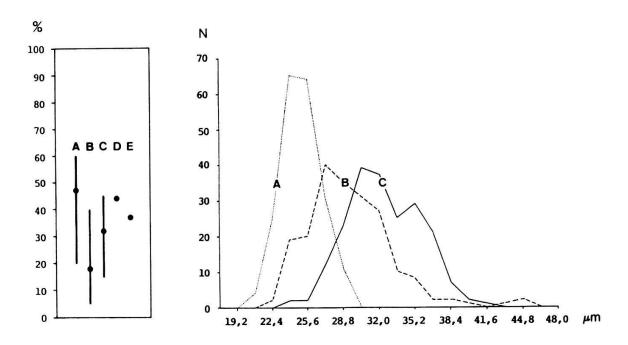


Fig. 21. Pollenuntersuchungen an verschiedenen Ploidiestufen von Ranunculus x yvesii (R. kuepferi x R. seguieri); links: Pollenfertilität (Punkte: Mittelwerte, Balken: Streuungsbereiche); rechts: Pollendurchmesser (N: Anzahl Pollenkörner; pro Population wurden 200 Körner ausgemessen).

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 (%)
R. kuepferi x R. seguieri	16/16	10	4	10	17
R. seguieri x R. kuepferi	16/16	10	2	2	0
R. kuepferi x R. seguieri	24/16	5	4	31	100
R. seguieri x R. kuepferi	16/24	5	2		0
R. kuepferi x R. seguieri	32/16	10	10	60	81
R. seguieri x R. kuepferi	16/32	10	2	4	0
R. kuepferi x (R. x yvesii)	16/16	5	5	70	
(R. x yvesii) x R. kuepferi	16/16	5	4	6	
R. seguieri x (R. x yvesii)	16/16	5	4	11	
(R. x yvesii) x R. seguieri	16/16	5	3	12	
R. kuepferi x (R. x yvesii)	16/24	5	5	36	
(R. x yvesii) x R. kuepferi	24/16	5	1	1	
R. seguieri x (R. x yvesii)	16/24	5	0	0	
(R. x yvesii) x R.seguieri	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.

# 8. RANUNCULUS PARNASSIFOLIUS L. x R. SEGUIERI VILL.

Dalla Torre und Sarnthein (1909) zitieren einen Bastard zwischen R. parnassifolius und R. seguieri aus dem Osttirol, den Kerner in seinem Herbar als R. x digeneus bezeichnete. Sündermann (1916) nennt einen weiteren Fundort davon im Südtirol. Pampanini (1928a) bezweifelt den Bastardcharakter der durch geteilte Blätter auffallenden Pflanze und hält sie für eine modifizierte Form von R. parnassifolius. Diese Meinung wurde von Pignatti (1982) übernommen.

Auf einer Exkursion ins Tirol wurden nun in den zwei erwähnten Fundgebieten entsprechende Exemplare gefunden. Ihre hybridogene Entstehung konnte gezeigt werden, und es ergab sich eine Aufteilung in zwei taxonomisch verschiedene Chromosomensippen. Die beiden Sippen zeigen eine auffallende Ähnlichkeit mit dem als Art beschriebenen *R. wettsteinii* Dörfler (1918) aus Albanien, der somit ebenfalls hybridogenen Ursprungs sein könnte.

#### 8.1. MORPHOLOGIE UND NOMENKLATUR

Während die Diagnosen der Elterntaxa an umfangreichem Herbar- und Lebendmaterial erstellt wurden, konnten nur wenige Bastardexemplare gefunden werden. Neben den eigenen kultivierten Pflanzen und Belegen, die im Herbarium der ETH Zürich (ZT) deponiert sind, stand nur noch die von mir als Holotypus gewählte Pflanze Kerners aus dem Herbarium der Universität Wien (WU) zur Verfügung.

R. parnassifolius wird von Küpfer (1974) in drei diploide Unterarten und eine tetraploide unterteilt. Eine Bastardierung mit R. seguieri ist nur von der tetraploiden R. parnassifolius - Sippe bekannt.

a) Ranunculus parnassifolius L. 1753. Sp.Pl. 1, 549. 2n = 32:

Ranunculus parnassifolius L. subsp. heterocarpus Küpfer 1974.

Boissiera 23, 192. (Fig. 22a)

Ausdauernd; 3-20 cm hoch. Rhizom kurz, mit einzelnen Fasern oder lokkerem Faserschopf. Grundständige Blätter 2-6; mit 2-10 cm langen, die Stengelbasis scheidenartig umhüllenden Stielen. Spreiten deutlich abgesetzt, oval lanzettlich bis rundlich, an der Basis abgerundet bis herzförmig, ganzrandig, 1-3 cm lang und 0.8-3 cm breit; parallelnervig, am Rand und auf der Oberseite zottig behaart, auf der Unterseite kahl. Stengel 1; aufrecht oder bogig aufsteigend, unverzweigt und 1blütig oder verzweigt und 2- bis mehrblütig und mit lockerem, doldenähnlichem Blütenstand. Stengelblätter 2 oder mehrere; sitzend und an der Basis den Stengel teilweise umfassend, selten bis 1 cm lang gestielt, schmäler als die grundständigen Blätter. Blütenstiele locker bis dicht wollig behaart. Blüten 1-3 cm im Durchmesser. Perigonblätter 5, aussen rot überlaufen, zerstreut behaart. Honigblätter oft 5, häufig jedoch nur einzelne gut ausgebildet, übrige nicht vorhanden oder deformiert; weiss, kahl. Früchtchenstand kugelig. Früchtchenansatz unregelmässig, nur ein Teil der Früchtchen gut ausgebildet; Früchtchen 2-3 mm lang (ohne Schnabel) und etwa 2 mm breit, im Querschnitt oval bis rundlich; netzadrig, kahl, mit 1-1.5 mm langem, eingerolltem oder seltener hakig gebogenem Schnabel. Blütenboden behaart. Blüte: Juli.

- b) Ranunculus seguieri Vill. (siehe Kap. 7.1 und Fig. 22b)
- c) Ranunculus parnassifolius L. x R. seguieri Vill.:

Ranunculus x digeneus Kerner ex Huber, hybr. nov.

Hybrida triploidea inter Ranunculum parnassifolium L. subsp. heterocarpum Küpfer et R. seguieri Vill. Folia radicalia circumscriptione campanulata ad suborbicularia, saltem ex parte divisa ad medium vel ultra, cetera solum dentibus singulis vel integerrima. Grana pollinis regularia nulla vel tantum ad 1%. Nuculae omniae vel fere abortivae. Numerus chromosomatum 2n = 24. Habitat in Alpibus Dolomiticis Tiroliae australis et orientalis.

Fig. 22 (S. 121). Ranunculus parnassifolius, R. seguieri und ihre Bastarde (Massstab siehe a).

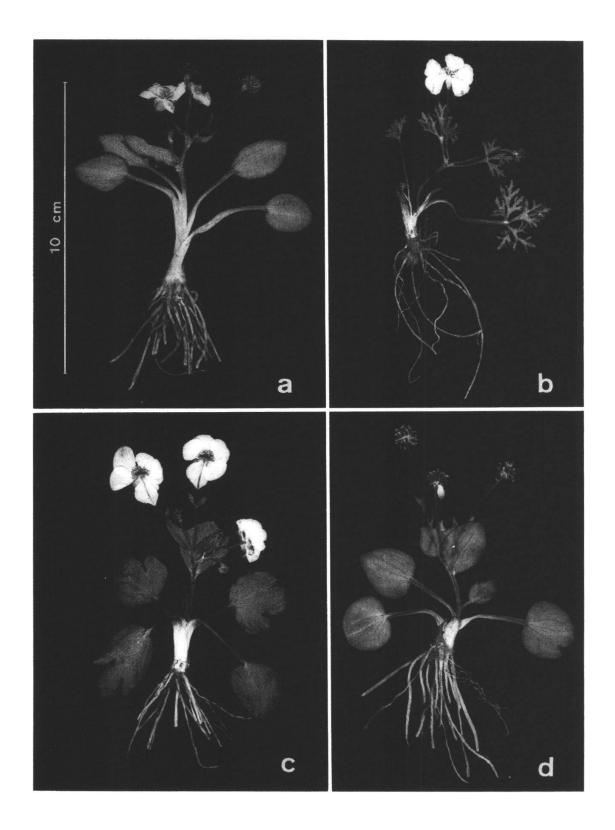
Ranunculus parnassifolius, R. seguieri, and their hybrids (scale see a).

a) R. parnassifolius (2n = 32), Zochen Pass (pa 149, Kap. 2.2)

b) R. seguieri, Reiter Joch (se 55)

c) R. x digeneus nsubsp. digeneus (R. parnassifolius x R. seguieri; 2n = 24), Zochen Pass (xe 149), kultiviert

d) R. x digeneus nsubsp. latemarensis (R. parnassifolius x R. seguieri; 2n = 40), Reiter Joch (xe 55), kultiviert



Holotypus: Oesterreich, Tirol: Pustertaler Alpen; leg. Steiner com. Gander & Huter (WU); Bemerkung: vermutlich Zochen Pass in den Lienzer Dolomiten (xe 149, Kap. 2.2), Sammeljahr: vor 1909.

Ranunculus parnassifolius L. x R. seguieri Vill.; 2n = 24, 40

Ausdauernd; 3-10 cm hoch. Rhizom kurz, mit einzelnen Fasern. Grundständige Blätter 2-4; mit 2-8 cm langen, die Stengelbasis scheidenartig umhüllenden Stielen; Spreiten an der Basis abgerundet bis gestutzt, selten herzförmig, 1-2.5 cm lang und 0.8-2.5 cm breit, parallel- bis netznervig, am Rand und auf der Oberseite zottig behaart, auf der Unterseite kahl. Stengel 1; aufrecht oder bogig aufsteigend, unverzweigt und 1blütig oder verzweigt und wenigblütig. Stengelblätter 2 oder mehrere; sitzend und an der Basis den Stengel teilweise umfassend, selten bis 1 cm lang gestielt; die unteren von ähnlicher Gestalt wie die grundständigen Blätter, die oberen lanzettlich, ganzrandig. Blütenstiele locker bis dicht wollig behaart. Blüten 1-3 cm im Durchmesser. Perigonblätter 5, aussen rot überlaufen, zerstreut behaart. Honigblätter weiss, kahl. Früchtchenstand kugelig. Blütenboden behaart. Blüte: Juli.

Ranunculus parnassifolius L. x R. seguieri Vill.; 2n = 24:
Ranunculus x digeneus Kerner ex Huber nothosubsp.
digeneus (Fig. 22c)
Spreiten der grundständigen Blätter im Umriss glockenförmig bis rundlich, zumindest ein Teil bis gegen die Mitte oder tiefer geteilt, die restlichen nur mit einzelnen Zähnen oder ganzrandig; Abschnitte 3, selten 2, ganzrandig oder vor allem der mittlere mit einzelnen Zäh-

nen. Honigblätter meist 5. Kaum einzelne Früchtchen gut ausgebildet.

Ranunculus parnassifolius L. x R. seguieri Vill.; 2n = 40:
Ranunculus x digeneus Kerner ex Huber nothosubsp.
latemarensis Huber, nsubsp. nov. (Fig. 22d)
Hybrida pentaploidea inter Ranunculum parnassifolium L. subsp.
heterocarpum Küpfer et R. seguieri Vill. Differt a R. x digeneo
Kerner ex Huber nothosubsp. digeneo foliis radicalibus suborbicularibus ad ovato lanceolatis, plerumque omnibus indivisis, dentibus
singulis vel integerrimis, raro foliis singulis divisis ad medium. Grana pollinis ad 10-30% regularia. Nuculae ex magna parte abortivae.
Numerus chromosomatum 2n = 40. Habitat in Alpibus Dolomiticis
Tiroliae australis (in monte Latemar).

Holotypus: Italien, Südtiroler Dolomiten: 700 m SSW unterhalb der Cima di Valbona, 1.3 km E des Reiter Jochs (Passo Pampeago), Latemar-Gruppe, 20 km SE Bozen; S-exp., teilweise verfestigte Dolomitschutthalde, 2380 m; lebend gesammelt: 22.7.1985, W. Huber und G. Meinicke; kultiviert: 28.4.1986, leg. W. Huber (ZT, Nr. 23788).

Spreiten der grundständigen Blätter im Umriss rundlich bis oval lanzettlich, meist alle ungeteilt, mit einzelnen Zähnen oder ganzrandig, selten einzelne Spreiten bis gegen die Mitte geteilt. Honigblätter oft 5, häufig jedoch nur einzelne gut ausgebildet, übrige nicht vorhanden oder deformiert. Früchtchenansatz unregelmässig, nur ein Teil der Früchtchen gut ausgebildet. Früchtchen 2-3 mm lang (ohne Schnabel) und etwa 2 mm breit, im Querschnitt oval bis rundlich; netzadrig, kahl, mit 1-1.5 mm langem, eingerolltem oder hakig gebogenem Schnabel.

### Bemerkungen zur Nomenklatur

- Der Name R. x digeneus, den Kerner in seinem Herbar notierte, den er aber nie veröffentlichte, wurde in der Literatur verschiedentlich verwendet. Das Epitheton wurde deshalb bei der jetzigen Neubeschreibung übernommen.
- Die Unterschiede zwischen den zwei verschiedenploiden Bastardformen von R. parnassifolius x R. seguieri sind weniger auffällig als bei R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. (Kap. 6.1); der Status Nothosubspezies entspricht hier der taxonomischen Stellung der beiden Ploidiestufen.

#### 8.2. PFLANZENSOZIOLOGIE UND ÖKOLOGIE

## 8.2.1. Pflanzensoziologisches Verhalten

## R. parnassifolius; 2n = 32

Das tetraploide Taxon wächst in kalkhaltigen Steinschutt-Gesellschaften des Thlaspion rotundifolii: es gilt als eine Charakterart des Leontodontetum montani (Flütsch 1930, Jenny-Lips 1930, Braun-Blanquet 1948, Wikus 1959, Zollitsch 1967-1968) und des Violo cenisiae - Ranunculetum parnassifolii (Richard 1977) und kann auch im Thlaspietum rotundifolii vorkommen (Zollitsch 1967-1968). Die tetraploide Unterart von R. parnassi-

folius zeigt ein ähnliches soziologisches Verhalten wie R. seguieri und hat mit ihm viele Begleiter wie Sesleria coerulea, Thymus polytrichus, Oxytropis jacquinii s.l., Polygonum viviparum, Saxifraga aizoides, Trisetum distichophyllum gemeinsam (Tab. 16).

## R. seguieri (siehe Kap. 7.2.1)

## R. parnassifolius x R. seguieri

Nach dem Vergleich der Assoziationszugehörigkeiten der Eltern ist ein gemeinsames Vorkommen im Leontodontetum montani und im Thlaspietum rotundifolii zu erwarten. Beide Aufnahmen an den Fundorten der Bastarde (q: R. x digeneus nsubsp. digeneus, nsubsp. latemarensis und r: nsubsp. digeneus; Tab. 16) enthalten Leontodon montanus und stimmen gut mit dem Leontodontetum montani in Wikus (1959) überein.

## 8.2.2. Ökologische Zeigerwerte

Anhand der mittleren Zeigerwerte lassen sich weder zwischen Standorten von R. parnassifolius und R. seguieri noch zwischen Bastard- und reinen Elternstandorten wesentliche Unterschiede feststellen (Tab. 17 und 23).

**Tab. 23.** Mittlere ökologische Zeigerwerte an Standorten von Ranunculus parnassifolius (2n = 32) und R. parnassifolius x R. seguieri (siehe Kap. 3.1). Mean ecological indicator values at habitats of Ranunculus parnassifolius (2n = 32) and R. parnassifolius x R. seguieri (see chapter 3.1).

Materialherkunft	F	R	N	Н	D	L	Т	K
R. parnassifolius; 2n=32 Gemmipass (n, Tab. 16) Reiter Joch (p)	2.8	3.9	2.3	2.6	2.8	4.3	1.6	3.1
	2.5	4.2	2.0	2.5	2.2	4.6	1.6	3.2
R. parnassifolius x R. seguieri Reiter Joch (q) Zochen Pass (r)	2.6	4.3	1.8	2.5	2.3	4.6	1.5	3.3
	2.7	4.1	1.9	2.5	2.4	4.3	1.4	3.3

### 8.2.3. Zusammenfassende Charakterisierung des Standortes

## R. parnassifolius; 2n = 32

Das tetraploide Taxon wächst auf oberflächlich ziemlich trockenen, kalkhaltigen Rohböden mit feuchterem Untergrund. Die Böden sind stark basisch (um pH 7.5), nährstoff- und humusarm und bestehen aus feinem bis mittlerem, etwas gefestigtem Schutt. Die Standorte befinden sich in der alpinen Stufe.

R. seguieri (siehe Kap. 7.2.3).

#### R. parnassifolius x R. seguieri

Die Standorte der Bastarde entsprechen den untereinander sehr ähnlichen Elternstandorten. Auf dem Zochen Pass (xe 149, Kap. 2.2; Aufnahme r, Tab. 16) und an den zwei Fundstellen beim Reiter Joch (xe 53 und xe 55; q) wachsen die Eltern jeweils auf mehreren Aren im kalkhaltigen Felsschutt durcheinander.

Vom triploiden R. x digeneus nsubsp. digeneus konnte an den drei Stellen je ein einziges Exemplar gefunden werden. Die pentaploide nsubsp. latemarensis vom Reiter Joch tritt hingegen meist in Gruppen von einigen Individuen auf. Das unterschiedliche Verteilungsmuster der beiden Ploidiestufen beruht vermutlich auf deren ungleichen Fortpflanzungsmöglichkeiten (hochgradige Sterilität bei nsubsp. digeneus, vorherrschende Apomixis bei nsubsp. latemarensis; Kap. 8.1, 8.4, 8.5) und entspricht ähnlichen Beobachtungen an R. kuepferi x R. aconitifolius s.l. (Kap. 6.2.3).

Die Blütezeiten von R. parnassifolius und R. seguieri entsprechen sich weitgehend und bilden keine Bastardierungsschranke.

## 8.3. GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG (Fig. 23)

## R. parnassifolius

wird in drei diploide Unterarten und eine tetraploide aufgeteilt (KÜPFER 1974): Die diploiden Taxa sind in den Pyrenäen und nordspanischen Gebirgen verbreitet. Die tetraploide subsp. heterocarpus besitzt neben Fundorten in den Pyrenäen und in den Picos de Europa (Nordspanien) ein ausgedehntes Alpen-Areal, das sich von den Alpes Maritimes bis nach Kärnten und der Steiermark erstreckt (Hess et al. 1977). Von Populationen in der Sierra Ne-

vada (Südostspanien), der Peña Ubiña (Nordspanien) und den nordöstlich der Pyrenäen anschliessenden Corbières ist die Chromosomenzahl nicht bekannt.

## R. seguieri

hat ein zerstreutes mittel- und südeuropäisches Verbreitungsareal mit Schwerpunkt in den Alpen (Kap. 7.3).

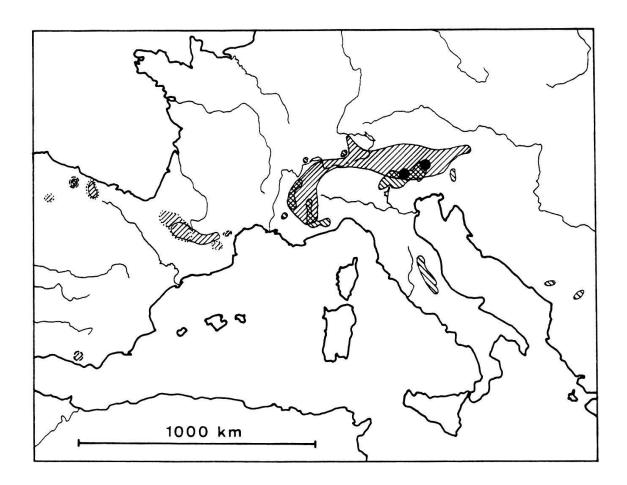


Fig. 23. Geographische Verbreitung von Ranunculus parnassifolius, R. seguieri und ihren Bastarden.

Geographical distribution of Ranunculus parnassifolius, R. seguieri, and their hybrids.

R. parnassifolius (nach KÜPFER 1974)

$$2n = 16$$
  $2n = 32$   $2n = ?$ 

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

Gemeinsames Elternareal – common area of the parents

R. parnassifolius x R. seguieri; Südtirol: Reiter Joch (xe 53 und xe 55, Kap. 2.2; je R. x digeneus nsubsp. digeneus [2n = 24] und nsubsp. latemarensis [2n = 40]), Osttirol: Zochen Pass (xe 149; nsubsp. digeneus [2n = 24])

## R. parnassifolius x R. seguieri

Überschneidungsgebiete der Elternareale existieren im Kantabrischen Gebirge (Nordspanien), den Südwest- und Westalpen sowie in den Südtiroler und den Lienzer Dolomiten (Osttirol). Die nachgewiesenen Bastardvorkommen liegen in den beiden Dolomiten-Regionen und bestehen aus zwei unmittelbar benachbarten Fundstellen im Südtirol und einem rund 100 km davon entfernten Fundort im Osttirol. In der Peña Ubiña im Kantabrischen Gebirge wächst *R. parnassifolius* unbekannter Ploidiestufe zusammen mit *R. seguieri* (Küpfer 1974); ob Bastarde vorhanden sind, ist nicht bekannt.

#### 8.4. CHROMOSOMENZAHLEN

## R. parnassifolius (Fig. 24)

Italien: Südtirol, Reiter Joch, 2240 m (pa 53, Kap. 2.2):	2n = 32
Italien: Südtirol, Reiter Joch, 2380 m (pa 55):	2n = 32
Österreich: Osttirol, Zochen Pass, 2300 m (pa 149):	2n = 32

Die an insgesamt 90 untersuchten Exemplaren aus dem Tirol gefundene Zahl bestätigt das Vorkommen der tetraploiden Sippe von R. parnassifolius in diesem Gebiet.

Diploide Chromosomenzahlen wurden bei *R. parnassifolius* - Sippen aus dem Kantabrischen Gebirge (Nordspanien) und den Pyrenäen ermittelt (Favarger und Huynh 1964, Küpfer und Favarger 1967, Favarger und Küpfer 1968, Küpfer 1971, 1974, Vuille und Küpfer 1985, Baltisberger und Huber 1987a, Vuille 1987).

Von der tetraploiden subsp. heterocarpus liegen weitere Zählungen aus verschiedenen Regionen vor: Langlet 1936 (Materialherkunft?), Mattick in Tischler 1950 (Österreicher Alpen, nach Küpfer 1974), Küpfer 1969 (Kantabrisches Gebirge, Pyrenäen), Goepfert 1974 (Materialherkunft?), Küpfer 1974 sowie Vuille und Küpfer 1985 (Kantabrisches Gebirge, Pyrenäen, Wallis, Graubünden), Baltisberger und Huber 1987b (Wallis) und Vuille 1987 (Pyrenäen).

KÜPFER (1974) und VUILLE und KÜPFER (1985) geben zusätzlich für zwei Fundorte aus den Pyrenäen die Chromosomenzahl 2n = 40 an. Bei diesen pentaploiden Pflanzen handelt es sich jedoch nach späteren Angaben um Bastarde von R. parnassifolius subsp. heterocarpus mit R. amplexicaulis L. und mit R. pyrenaeus L. (Vuille 1987).

## R. seguieri

Alle Zählungen ergaben 2n = 16 (Kap. 7.4).

# R. parnassifolius x R. seguieri (Tab. 24 und Fig. 24)

26 Bastarde von drei Fundorten erwiesen sich, auf der Basis x = 8, teils als triploid (R. x digeneus nsubsp. digeneus), teils als pentaploid (R. x digeneus nsubsp. latemarensis).

Die triploide und pentaploide Chromosomenzahl bei Bastarden lassen sich durch das Vorkommen partieller Aposporie (Aposporiegrad: rund 20-70%) und fakultativer Apomixis bei polyploidem R. parnassifolius erklären

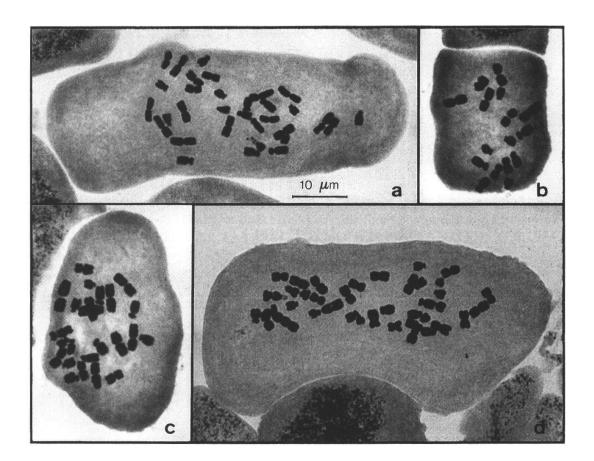


Fig. 24. Chromosomenzahlen von Ranunculus parnassifolius, R. seguieri und ihren Bastarden vom Reiter Joch; Metaphasen aus Wurzelspitzen (Massstab siehe a). Chromosome numbers of Ranunculus parnassifolius, R. seguieri, and their hybrids from the Reiter Joch; metaphases from root tips (scale see a).

- a) R. parnassifolius (pa 55, Kap. 2.2): 2n = 32
- b) R. seguieri (se 55): 2n = 16
- c) R. x digeneus nsubsp. digeneus (xe 53): 2n = 24
- d) R. x digeneus nsubsp. latemarensis (xe 53): 2n = 40

**Tab. 24.** Chromosomenzählungen an Ranunculus parnassifolius x R. seguieri. Chromosome counts on Ranunculus parnassifolius x R. seguieri.

Materialherkunft	Anzahl Pfl 2n=24	anzen mit 2n=40
Italien: Südtirol, Reiter Joch, 2240 m (xe 53, Kap. 2.2) Italien: Südtirol, Reiter Joch, 2380 m (xe 55) Österreich: Osttirol, Zochen Pass, 2300 m (xe 149)	1 1 1	17 6

(Vuille und Küpfer 1985). Tetraploide Individuen von R. parnassifolius bilden sowohl reduzierte (n = 16, PP) als auch unreduzierte (PPPP) weibliche Gameten, die durch Pollen von R. seguieri (n = 8, S) befruchtet werden können (Tab. 25).

Eine entsprechende Entstehung wie bei R. parnassifolius x R. seguieri wird bei den Bastardierungen von R. parnassifolius mit R. amplexicaulis und R. pyrenaeus angenommen (Vuille 1987).

Rückkreuzungen treten vermutlich bei beiden Bastardunterarten von R. parnassifolius x R. seguieri höchst selten auf: R. x digeneus nsubsp. digeneus zeigt eine nahezu vollständige Sterilität (Kap. 8.1, 8.5); die nsubsp. latemarensis pflanzt sich sehr wahrscheinlich (wie die tetraploide Sippe von R. parnassifolius) apomiktisch fort.

Tab. 25. Entstehung triploider und pentaploider  $F_1$ -Bastarde von Ranunculus parnassifolius x R. seguieri.

Origin of triploid and pentaploid  $F_1$ -hybrids of Ranunculus parnassifolius x R. seguieri.

PPS: R. x digeneus nsubsp. digeneus PPPPS: R. digeneus nsubsp. latemarensis

Variotiva		R. parnassifo	olius
Karyotyp	Gameten	PPPP	PPPP
R. seguieri	SS S	PPS	PPPPS

#### 8.5. POLLENUNTERSUCHUNGEN

Für die Untersuchungen dienten 10 Elternpflanzen pro Herkunft; vom triploiden Bastard standen 2 Pflanzen mit total 3 auswertbaren Blüten zur Verfügung, vom pentaploiden konnten 4 Pflanzen (total 5 Blüten) untersucht werden.

### R. parnassifolius (Tab. 26)

Die Untersuchungen wurden ausschliesslich an Populationen der tetraploiden Unterart von *R. parnassifolius* durchgeführt. Ihre Pollenfertilität beträgt 5-50%, ähnlich wie bei tetraploidem *R. kuepferi* (Kap. 6.5.1). Auch die Früchtchen sind zu einem beträchtlichen Teil steril (Kap. 8.1). Die Beobachtungen decken sich mit den Angaben von KÜPFER (1974).

Die mittleren Pollendurchmesser der drei untersuchten Populationen liegen zwischen 30 und 35  $\mu$ m; die Abweichungen innerhalb der Populationen sind relativ klein.

**Tab. 26.** Pollenuntersuchungen an Ranunculus parnassifolius; 2n = 32. Pollen investigations on Ranunculus parnassifolius; 2n = 32.

	Pollenfertilität Pollendurchmes (%) (µm)				
Materialherkunft	Mittel-	Streuungs-	Mittel-	Standard-	
	wert	bereich	wert	abweichung	
Reiter Joch (pa 55, Kap. 2.2)	21	10-35	34.8	± 2.8	
Gemmipass (pa 93)	15	5-35	30.6	± 2.7	
Zochen Pass (pa 149)	36	25-50	33.0	± 2.7	

#### R. seguieri

Die Pollenfertilität beträgt im allgemeinen 80-100%; der Pollendurchmesser liegt mit Populationsmittelwerten von 30-34 µm im selben Grössenbereich wie jener von tetraploidem *R. parnassifolius*, zeigt aber eine geringere Streuung (Kap. 7.5).

## R. parnassifolius x R. seguieri

Beim triploiden R. x digeneus nsubsp. digeneus wurde eine hochgradige Pollensterilität festgestellt: beim Exemplar vom Reiter Joch (xe 55, Kap. 2.2) waren nur 0.1%, bei demjenigen vom Zochen Pass (xe 149) 0.5% der Pollenkörner gut entwickelt (je 1000 Körner untersucht).

Die pentaploide nsubsp. *latemarensis* (Reiter Joch: xe 55) hingegen zeigt weder bezüglich der Ausbildung guter Pollenkörner (Mittelwert 18%, Streuungsbereich 10-30%), noch bezüglich des Pollendurchmessers (Mittelwert 33.6  $\mu$ m, Standardabweichung  $\pm$  3.0  $\mu$ m) einen prinzipiellen Unterschied zu tetraploidem *R. parnassifolius*.

## 8.6. BESTÄUBUNGSEXPERIMENTE

## 8.6.1. Selbstbestäubungen

Bei der Bestäubung von 10 Blüten tetraploider *R. parnassifolius* - Pflanzen mit blüteneigenem Pollen entwickelten sich in 6 Blüten insgesamt 17 Früchtchen. Die tetraploide Sippe von *R. parnassifolius* ist demzufolge in stark reduziertem Mass selbstfertil.

R. seguieri ist nach den Untersuchungen von BALTISBERGER und MÜLLER (1981) selbststeril.

# 8.6.2. Fremdbestäubungen

Bei beiden Elterntaxa wurden je 10 Fremdbestäubungen vorgenommen. Bei tetraploidem *R. parnassifolius* bildeten sich in 9 bestäubten Blüten insgesamt 25 Früchtchen: Die Früchtchenbildung ist stark vermindert, was auch in der Natur beobachtet werden kann (Kap. 8.1).

Bei R. seguieri hingegen entwickelten sich die meisten Karpelle zu normalen Früchtchen (Kap. 7.6.2).

## 8.6.3. Kreuzungen

Zwischen R. parnassifolius (2n = 32) und R. seguieri wurden je 10 reziproke Bestäubungen durchgeführt. Mit R. parnassifolius als Mutterpflanze und R. seguieri als Pollenspender entwickelten sich in 7 Blüten ins-

gesamt 17 gut ausgebildete Früchtchen, im umgekehrten Fall in 4 Blüten deren 7. Der Früchtchenansatz ist also stark reduziert. Da bei tetraploidem R. parnassifolius Aposporie nachgewiesen wurde (Vuille und Küpfer 1985), könnte ein grosser Teil der gebildeten Früchtchen ausschliesslich maternelle Genome enthalten.

# 9. ZWEIFELHAFTE BASTARDE UND WEITERE KOMBINATIONEN

# 9.1. RANUNCULUS ACONITIFOLIUS L. s.l. x R. PYRENAEUS L. s.l.

Die Gruppe des Ranunculus pyrenaeus L. s.l. umfasst nach Küpfer (1974) drei Arten: R. kuepferi Greuter & Burdet (aufgeführt unter R. plantagineus All.), verbreitet in den Alpen und auf Korsika, R. pyrenaeus L. aus den Pyrenäen und R. angustifolius DC. aus den Ostpyrenäen und der Sierra Nevada (Südostspanien).

Verschiedenploide Bastarde von *R. kuepferi* mit *R. aconitifolius* und mit *R. platanifolius* sind nachgewiesen und im Kapitel 6 ausführlich behandelt. Um die Verwandtschaftsbeziehungen der beiden andern Arten der *R. pyrenaeus* - Gruppe mit *R. aconitifolius* s.l. abzuklären, wurden Chromosomenzählungen und Kreuzungsversuche durchgeführt.

#### Chromosomenzahlen

R. pyrenaeus und R. angustifolius erwiesen sich wie schon R. aconitifolius und R. platanifolius (Kap. 5.4) als diploid (5 Pflanzen pro Fundort untersucht).

#### R. pyrenaeus

F:	Hautes-Pyrénées, Cirque de Troumouse, 2130 m (py 2, Kap.2.2):	2n = 16
F:	Hautes-Pyrénées, Pic du Midi de Bigorre, 2260 m (py 3):	2n = 16
F:	Ariège, Laurenti, 1940 m (py 5):	2n = 16
F:	Pyrénées-Orientales, Serre de Gorre Blanc, 2480 m (py 10):	2n = 16
F:	Pyrénées-Orientales, Pic du Canigou, 2400 m (py 11):	2n = 16

Dieselbe Zahl fanden auch Küpfer und Favarger (1967), Favarger und Küpfer (1968), Küpfer (1974) und Vuille (1987).

## R. angustifolius

F: Ariège, Etang de Laurenti, 1930 m (an 5, Kap. 2.2):	2n = 16
F: Pyrénées-Orientales, Pla de Salinas, 2200 m (an 9):	2n = 16

Die gleiche Zahl wird von Küpfer und FAVARGER (1967; R. angustifolius var. uniflorus als R. pyrenaeus subsp. alismoides) und Küpfer (1971, 1974) angegeben.

## Kreuzungsexperimente

#### R. aconitifolius s.l. x R. pyrenaeus s.str.:

Kreuzungen ergaben sowohl mit *R. aconitifolius* als Mutterpflanze und *R. pyrenaeus* als Pollenspender (10 bestäubte Blüten) als auch im umgekehrten Fall (5 Blüten) kein einziges Früchtchen. Von 9 mit *R. pyrenaeus* - Pollen bestäubten *R. platanifolius* - Blüten entwickelten sich in 3 Blüten je ein Früchtchen; zwei der Früchtchen wurden bereits ausgesät, keimten jedoch nicht.

In der Natur konnten R. aconitifolius und R. pyrenaeus zweimal wenige Meter nebeneinander beobachtet werden (Laurenti [ac 5, py 5; Kap. 2.2], Val de Galbe [ac 8, py 8]); Bastarde waren keine zu finden.

## R. aconitifolius x R. angustifolius:

Es wurden je 10 reziproke Kreuzungen durchgeführt. Bei der Kombination von R. aconitifolius als Mutterpflanze mit R. angustifolius als Pollenspender entwickelten sich in 2 Blüten insgesamt 15 Früchtchen. Bisher wurde davon ein einziger Keimling erhalten, dessen sexuelle Entstehung durch die intermediäre Blattform bestätigt wird. Im umgekehrten Fall entwickelten sich in 3 R. angustifolius - Blüten insgesamt 5 Früchtchen. Von den 3 ausgesäten Früchtchen keimte ebenfalls eines; auch dieser Keimling muss, nach seinen deutlich eingeschnittenen Blättern zu schliessen, sexuell entstanden sein.

Aufgrund der Untersuchungen ist die Bastardierungsmöglichkeit von R. aconitifolius s.l. mit R. pyrenaeus und R. angustifolius gering, natürliche Hybriden scheinen nicht zu existieren.

# 9.2. RANUNCULUS ACONITIFOLIUS L. s.l. x R. SEGUIERI VILL.

ROUY und CAMUS (1901) beschreiben einen Ranunculus x faurei als Bastard zwischen R. platanifolius und R. seguieri aus den Westalpen; Rouy (1905) gibt auch eine Abbildung davon. Schon CAMUS (1903) selbst sowie

FAURE (1904), CAVILLIER (1913-1915) und PAMPANINI (1928b) bezweifeln jedoch den hybridogenen Ursprung der beschriebenen Pflanzen und betrachten sie als üppige Formen von *R. seguieri*. Solche Standortsvarianten mit etwas breiten Blattabschnitten konnten auch auf eigenen Exkursionen in den Westund Südwestalpen immer wieder beobachtet werden.

Die vermeintlichen Elternarten sind diploid mit 2n = 16 (Kap. 5.4, 7.4). Zur Abklärung einer möglichen Bastardierung wurden Kreuzungsversuche durchgeführt: In reziproken Bestäubungen von *R. aconitifolius* und *R. platanifolius* mit *R. seguieri* wurden je 10 Blüten pro Kombination bestäubt. In keiner der vier Kombinationen entwickelten sich Früchtchen, die Samen enthielten.

Eine Bastardierung von *R. aconitifolius* oder *R. platanifolius* mit *R. seguieri* kann somit trotz gemeinsamer Sektionszugehörigkeit (sect. *Aconitifolii* Tutin) ausgeschlossen werden. Bastarde von *R. seguieri* konnten bisher einzig mit *R. kuepferi* aus der sect. *Ranuncella* (Spach) Freyn nachgewiesen werden (Kap. 7 sowie Huber 1986).

#### 9.3. RANUNCULUS ACONITIFOLIUS L. x R. ALPESTRIS L.

#### Chromosomenzahlen

 $R.\ aconitifolius\$ und  $R.\ alpestris\$ haben beide 2n=2x=16 Chromosomen. Die an  $R.\ aconitifolius\$ durchgeführten Zählungen sind im Kapitel 5.4 detailliert aufgeführt.

## R. alpestris (5 Pflanzen pro Fundort untersucht):

CH: Solothurner Jura, Hasenmatt, 1420 m (al 68, Kap. 2.2):	2n = 16
CH: Wallis, Col du Sanetsch, 2340 m (al 92):	2n = 16
CH: St. Gallen, Pizol, 2225 m (al 127):	2n = 16

Die Ergebnisse stimmen mit allen bisherigen Zählungen an R. alpestris überein (Zusammenstellung in MÜLLER und BALTISBERGER 1984, dazu: MARCHI und VISONA 1982).

# Kreuzungsexperimente

Es wurden je 5 Blüten von R. aconitifolius und R. alpestris reziprok be-

stäubt. Auf *R. aconitifolius* entwickelten sich in 3 bestäubten Blüten insgesamt 14, auf *R. alpestris* in 4 Blüten total 13 normal aussehende Früchtchen. Die Früchtchen haben noch nicht gekeimt.

Die beiden Arten konnten in der Natur unmittelbar nebeneinander und durcheinander gefunden werden (Hasenmatt [ac 68, al 68; Kap. 2.2], Col du Sanetsch [ac 91, al 91], Brienzer Rothorn-Kette [ac 112, al 112]); bastardverdächtige Exemplare wurden keine beobachtet.

#### 9.4. RANUNCULUS ACONITIFOLIUS L. x R. GLACIALIS L.

DE CANDOLLE (1824) beschreibt eine Varietät aconitoides von R. glacialis als Bastard zwischen R. aconitifolius und R. glacialis; die Pflanze wurde auf dem Gr. St. Bernhard zwischen den Eltern gefunden. Als weitere Fundorte werden später die Montagnes de Lens im Wallis und die Westseite des Arlbergs angegeben (JACCARD 1895, MURR 1923). ROUY (1895b, 1923) beschreibt den vermeintlichen Hybrid unter dem eigenständigen Namen R. aconitoides DC. und gibt eine Abbildung davon. Gemäss seinen Angaben (ROUY 1922, 1923) ist das Taxon am locus classicus nicht mehr vorhanden; nach andern Autoren wurden noch bis 1925 am besagten Ort auf dem Gr. St. Bernhard hybridogene Formen beobachtet (PALEZIEUX 1923a, 1923b; BECHERER 1956). 1985 konnten bei einer Besichtigung des Fundorts zwar die Eltern, jedoch keine intermediären Pflanzen gefunden werden.

Aufgrund der Abbildung von Rouy (1895b) und des in den Herbarien LAU, LY und ZT vorliegenden Materials vom locus classicus (insgesamt über 20 Bogen) scheint der hybridogene Ursprung des fraglichen Taxons möglich. Derselben Ansicht sind auch Hess et al. (1977). Die Pflanzen gleichen in ihrem Habitus eher R. aconitifolius; dass es sich um abnorme Exemplare dieser Art handelt, ist nicht auszuschliessen. Die Blätter zeigen jedoch oft eine für R. aconitifolius atypische Teilung und haben ziemlich stumpfe Zähne, die jenen von R. glacialis - Blättern ähnlich sind. Die Blütenmorphologie einiger Exemplare erinnert deutlich an R. glacialis. Leider sind die Blüten der rund hundert Jahre alten Belege bräunlich geworden; die aufschlussreichen ursprünglichen Farben der Honigblätter und der Haare an den Perigonblättern sind nicht mehr erkennbar.

#### Chromosomenzahlen

Aufgrund vorgenommener Zählungen erwiesen sich beide fraglichen Elternarten als diploid. Die Zählungen an *R. aconitifolius* sind in Kapitel 5.4 zusammengestellt.

## R. glacialis (5 Pflanzen pro Fundort untersucht):

CH: Wallis, Gr. St. Bernhard, 2450 m (gl 83, Kap. 2.2):	2n = 16
CH: Wallis, Simplonpass, 2300 m (gl 103):	2n = 16
CH: Graubünden, Samnaun, 2620 m (gl 142):	2n = 16
A: Osttirol, Rotstein-Berg, 2250 m (gl 146):	2n = 16

Die Ergebnisse stimmen mit Zählungen an Material aus verschiedensten Regionen Europas überein (Langlet 1932, Böcher 1938b, Löve und Löve 1944, Bauer 1950, Mattick in Tischler 1950, Bauer 1954, Larsen 1954, Jørgensen et al. 1958, Sokolovskaya 1958 [unter Oxygraphis vulgaris Freyn], Sokolovskaya und Strelkova 1960, Knaben und Engelskjøn 1967, Goepfert 1974, Küpfer 1974, Vachova in Majovsky et al. 1976). Sørensen und Westergaard (in Löve und Löve 1948) hingegen nennen die abweichende Zahl 2n = 32. Nach Jørgensen et al. (1958) sind jedoch die Autoren dieser wohl irrtümlichen Angabe falsch zitiert. Bauer (1954) fand in ein und derselben Wurzel neben Zellen mit 16 zusätzlich solche mit 32 Chromosomen. Dabei handelt es sich offensichtlich um Endomitosen, wie sie an verschiedenen Ranunculus-Taxa beobachtet werden konnten (Kap. 3.2.2, Fig. 1).

#### Pollenuntersuchungen

Ein deutliches Indiz für den Bastardcharakter der fraglichen Pflanzen lieferten Beobachtungen bezüglich der Pollenfertilität: 10 Exemplare verschiedener Sammler aus dem Herbarium ZT zeigten nur 0-5% gut ausgebildete Pollenkörner. Die selbst gesammelten Eltern vom locus classicus hatten hingegen mit 65-95% (R. aconitifolius; ac 84, Kap. 2.2) respektive 70-100% (R. glacialis; gl 83) eine normale Pollenfertilität (je 5 Pflanzen untersucht).

## Kreuzungsexperimente

Bei je 10 Bestäubungen dienten R. aconitifolius und R. platanifolius als Mutterpflanzen. In 3 mit R. glacialis - Pollen bestäubten Blüten von

R. aconitifolius entwickelten sich insgesamt 5, in 3 mit R. glacialis bestäubten R. platanifolius - Blüten 13 Früchtchen. Von den ausgesäten Früchtchen wurden aus der Kombination R. aconitifolius (Mutterpflanze) x R. glacialis (Pollenspender) 1 Keimling, aus R. platanifolius (Mutterpflanze) x R. glacialis 5 Keimlinge erhalten; alle Keimlinge glichen den Mutterpflanzen. Aus der Kombination R. glacialis (Mutterpflanze) x R. aconitifolius wurden in 3 von 10 bestäubten Blüten insgesamt 73 verkümmerte Früchtchen erhalten, die bisher nicht keimten.

Eine Bastardierung zwischen R. aconitifolius und R. glacialis ist also nach wie vor fraglich; sie wäre angesichts der isolierten systematischen Stellung von R. glacialis innerhalb der Gattung Ranunculus sehr erstaunlich.

# 9.5. RANUNCULUS ACONITIFOLIUS L. s.l. x R. GRAMINEUS L.

Stoffels (1821) erwähnt ein Hybridexemplar zwischen dem gelbblühenden R. gramineus und R. platanifolius, das in seinem Garten in Belgien spontan zwischen den Eltern entstanden sein soll. Der abgebildete Bastard zeigt intermediäre, eingeschnittene Blätter (ähnlich denen von R. kuepferi x R. aconitifolius s.l.; 2n = 16 [Kap. 6]) und soll sich durch gelbe, einige Stunden nach dem Aufblühen weiss werdende Blüten auszeichnen. Dumortier (1823) gibt ihm den Namen R. x belgicus. De Candolle (1824) benennt ihn als Varietät von R. lacerus Bell. (var. pallidus) und setzt diese R. frigidus Schrank (1819) gleich. Der Bastard wird später auch von Lejeune und Courtois (1831) erwähnt. Rouy (1901), der wie schon De Candolle (1824) fälschlicherweise R. aconitifolius als den einen Elter zitiert, gibt eine weitere Abbildung von R. gramineus x R. platanifolius aus französischen Kulturen.

Es konnte weder Typus- noch sonstiges Material des erstaunlichen Taxons erhalten werden. Auch fehlen eigene experimentelle Untersuchungen. Allerdings sind im Botanischen Institut der Universität Neuchâtel entsprechende Kreuzungsversuche vorgenommen worden (Vuille, mündlich); die Resultate sind noch nicht bekannt. Aufgrund der vorhandenen Literatur scheint jedoch die Bastardierung *R. aconitifolius* s.l. x *R. gramineus* wahrscheinlich.

#### 9.6. RANUNCULUS ALPESTRIS L. x R. GLACIALIS L.

REICHENBACH (1830-1832, 1839-1840) führt einen Ranunculus gelidus Hffmsgg. als abartige Form von R. glacialis und möglichen Bastard zwischen R. alpestris und R. glacialis auf und gibt eine Abbildung davon. Das Taxon wird von späteren Autoren als Bastard übernommen, und es werden verschiedene Fundorte im Wallis, in Graubünden und in Judikarien angegeben (Brügger 1878-1880, Chenevard 1898-1899, Dalla Torre und Sarnthein 1909, Becherer 1956).

CHENEVARD (1898-1899) beschreibt zusätzlich einen R. wolfianus, der im Wallis im selben Massiv (Sanetsch) wie R. gelidus zwischen R. alpestris und R. glacialis gesammelt wurde. Er hält sein mit Abbildungen festgehaltenes Taxon ebenfalls für einen Bastard.

Etliche Autoren zweifeln am Bastardcharakter von R. gelidus und R. wolfianus (Freyn in Chenevard 1898-1899, Kunz 1938, Damboldt 1974, Hess et al. 1977).

Beide vermeintlichen Eltern sind diploid mit 2n = 16 (Kap. 9.3, 9.4). Experimentelle Kreuzungen konnten wegen der nur spärlichen Blütenbildung von kultiviertem R. glacialis nicht durchgeführt werden. Aufgrund der Angaben aus der Literatur scheint es sich aber bei R. gelidus in Wirklichkeit um R. glacialis zu handeln (der "Kelch" ist behaart [Reichenbach 1839-1840]); R. wolfianus entspricht mit ziemlicher Sicherheit R. alpestris. Bei dem von Wolf und Chenevard gesammelten Herbarmaterial (mehrere Bogen in den Herbarien LAU, M, ZT) handelt es sich sowohl bei den unter R. gelidus als auch unter R. wolfianus vorliegenden Pflanzen um R. alpestris. Bastardverdächtige Exemplare wurden keine beobachtet.

### Bemerkungen

Kreuzungen von R. alpestris mit Arten derselben Gruppe wurden experimentell hergestellt (MÜLLER und BALTISBERGER 1984); eine weitere Bastardierung von R. alpestris ist weder mit R. glacialis noch mit andern, nicht zur R. alpestris - Gruppe gehörigen Taxa zu erwarten:

- Entsprechende Untersuchungen über die Kreuzbarkeit von R. alpestris mit R. aconitifolius sind im Gange (Kap. 9.3).
- Bei reziproken Kreuzungen von R. alpestris und weiteren Arten der Gruppe mit R. seguieri entstanden etliche Früchtchen, wenn R. seguieri als Pollenspender diente; es wurden jedoch keine Keimlinge daraus erhalten (BALTISBERGER und MÜLLER 1981). R. alpestris und R. seguieri wach-

sen an der Brienzer Rothorn-Kette (se 111, Kap. 2.2) wenige Meter nebeneinander, ohne dass Bastarde gefunden werden konnten. Entsprechende Beobachtungen wurden auch von Baltisberger und Müller (1981) gemacht.

- In den Pyrenäen wurde R. alpestris in wenigen Metern neben R. pyrenaeus angetroffen; Zwischenformen waren nicht zu beobachten (Cirque de Troumouse [al 2, py 2]).
- Auf dem Gemmipass (al 93, pa 93) und auf der Albula (al 138, pa 138) kommen *R. alpestris* und die tetraploide Sippe von *R. parnassifolius* durcheinander vor. Bastardverdächtige Pflanzen waren nicht zu finden.
- Auf dem Pizol (al 127, Cc 127) wächst R. alpestris zusammen mit Callianthemum corandrifolium (= Ranunculus rutaefolius). Auch hier konnten erwartungsgemäss keine Bastarde beobachtet werden.

# 9.7. CALLIANTHEMUM CORIANDRIFOLIUM Rchb. x RANUNCULUS GLACIALIS L.

Pons (1897) beschreibt einen Ranunculus x delpontii als Bastard zwischen R. glacialis L. und R. rutaefolius L. (= Callianthemum coriandrifolium Rchb.) vom Mont Cenis (Westalpen). Die Pflanze soll bezüglich der Form der grundständigen Blätter C. coriandrifolium, bezüglich der Blütenmorphologie (Perigonblätter dicht rostfarben behaart) R. glacialis gleichen sowie ungewöhnlich wenige und unregelmässige Pollenkörner aufweisen. Das fragliche Taxon wird von Fiori und Paoletti (1896-1898) ohne neuen Kommentar aufgeführt.

Leider konnten weder der Typus, der im Herbarium von Turin (TO) liegen soll, noch sonstiges Herbarmaterial aufgefunden werden.

#### Chromosomenzahlen

C. coriandrifolium erwies sich als diploid (5 Pflanzen untersucht): I: Südtirol, Seiser Alm, 2170 m (Cc 59, Kap. 2.2): 2n = 16.

Alle früheren Autoren geben für *C. coriandrifolium* ebenfalls 2n = 16 an: Langlet 1932 (Materialherkunft?), Mattick in Tischler 1950 (Alpen, nach Hess et al. 1977), Trela in Skalinska et al. 1959 (Polen: Tatra), Favarger 1965 (Italien: Valle di Cogne), Vachova und Paclova 1976 (Tschechoslowakei: Tatra).

Untersuchungen an R. glacialis bestätigen seine diploide Chromosomenzahl 2n = 16 (Kap. 9.4).

Kreuzungsversuche zwischen C. coriandrifolium und R. glacialis scheiterten an der stark verminderten Blütenbildung von R. glacialis in Kultur. Aufgrund der Beschreibung von Pons (1897) scheint eine hybridogene Entstehung von R. delpontii aus C. coriandrifolium und R. glacialis möglich; vielleicht handelt es sich aber auch um eine etwas abweichende Form von R. glacialis, für den die Perigonbehaarung bezeichnend ist. Die verminderte Pollenfertilität könnte auf ungünstigen ökologischen Bedingungen beruhen und wurde auch bei andern Ranunculus-Arten hin und wieder beobachtet (Kap. 5.5.1, 6.5.1, 7.5).

# 10. DISKUSSION

Natürliche Bastardierung ist bei höheren Pflanzen ein sehr häufiges Ereignis und stellt oft den Normalfall, nicht die Ausnahme dar. STACE (1986) schätzt die Zahl der in Natur entstandenen Artkombinationen zwischen den rund 250 000 Arten von Gefässpflanzen auf 77 000.

Bastardierungen spielen sich in der Regel zwischen solchen Arten oder subspezifischen Taxa ab, welche sich in ihren äusseren Merkmalen nur wenig unterscheiden. Entsprechende Artbastarde sind auch in der Gattung Ranunculus innerhalb verschiedener taxonomischer Gruppen nachgewiesen (siehe Einleitung, Kap. 1). Zu dieser Kategorie gehört auch der untersuchte Hybrid zwischen R. aconitifolius und R. platanifolius (Kap. 5).

Eine Besonderheit liegt vor, wenn sich Arten mit extrem verschiedenen morphologischen Merkmalen kreuzen, wie dies bei den folgenden untersuchten Kombinationen der Fall ist: R. kuepferi x R. aconitifolius, R. kuepferi x R. platanifolius (Kap. 6), R. kuepferi x R. seguieri (Kap. 7) sowie R. parnassifolius x R. seguieri (Kap. 8). Am auffälligsten zeigen sich dabei die morphologischen Gegensätze in den Blattformen (lanzettliche oder rundliche, ganzrandige Blätter gegenüber 5-7eckigen, tief radiär geteilten Blättern). Bemerkenswert ist auch der oft beträchtliche Fertilitätsgrad der Hybriden.

Von grundlegendem Interesse ist die evolutive Bedeutung der Bastarde, insbesondere ihre Möglichkeit, sich zu taxonomisch eigenständigen, von den Eltern mehr oder weniger isolierten Arten zu entwickeln. Für einen solchen Vorgang müssen zwei Grundbedingungen erfüllt sein: Als erste, äussere Voraussetzung muss ein günstiger, d.h. ein offener, intermediärer oder aus verschiedenartigen Nischen bestehender, "hybridisierter" Standort vorhanden sein, weil sonst die ersten Bastardpflanzen bald von den besser angepassten Eltern verdrängt werden (Kerner 1898, Anderson 1948 und 1949, Allan 1949, Hei-SER 1949, STEBBINS 1959, GRANT 1981). Als zweite, innere Bedingung muss in den Folgegenerationen eines Bastards die Aufspaltung der neuerworbenen Genkombination mittels Stabilisierung der Fortpflanzungsverhältnisse verhindert werden. Dies kann auf verschiedene Weise geschehen: a) durch vegetative Vermehrung, b) durch apomiktische Fortpflanzung (im Sinne von Samenbildung ohne Befruchtung, Agamospermie) unter Umgehen der Meiose, c) durch Verdopplung des Chromosomensatzes zur Überwindung von Meiosestörungen (Allopolyploidie, Amphiploidie), d) auf homoploidem Niveau durch das Herausbilden sexueller, von den Eltern isolierter Rekombinationstypen und e) durch kompliziertere genetische Systeme (Stebbins 1950, 1959; Grant 1958, 1963, 1981).

Die Beurteilung der bearbeiteten Bastarde bezüglich ihrer Entwicklungsmöglichkeiten macht eine Gruppierung nach Ploidiestufe, Fertilitätsgrad und Fortpflanzungsweise erforderlich.

1. Diploide Bastarde (2n = 16). Die Chromosomenzahl entspricht jener der Eltern (homoploide Bastardierung). Zwei der diploiden Bastardsippen sind reduziert fertil (R. aconitifolius x R. platanifolius und R. kuepferi x R. seguieri), zwei sind fast vollständig steril (R. kuepferi x R. aconitifolius und R. kuepferi x R. platanifolius). Die Fortpflanzung der diploiden Hybriden geschieht wahrscheinlich, wo überhaupt, wie bei den Eltern sexuell. Bei der Bastardierung zwischen R. aconitifolius und R. platanifolius entstehen unter günstigen ökologischen Bedingungen Hybridschwärme, die ein kompliziertes Gemisch aus beiden Eltern, F<sub>1</sub>-Bastarden, Rückkreuzungen und Kreuzungen zwischen Bastarden darstellen. In den Elternpopulationen entstehen so durch die mehrfachen Rückkreuzungen lokale Introgressionen, welche die typischen Artmerkmale verundeutlichen (Kap. 5.1; Anderson 1949 und 1953, Stebbins 1950, Grant 1981). Neue isolierte Rekombinationstypen mit stabilen Merkmalskombinationen wurden nicht beobachtet; sie wären allerdings wegen der geringen Unterschiede der betrachteten Merkmale schwer zu erkennen.

Bei den einerseits nur einzeln auftretenden und andererseits fast vollständig sterilen diploiden Hybriden von *R. kuepferi* mit *R. aconitifolius* und *R. platanifolius* ist eine Befruchtung zwischen F<sub>1</sub>-Bastarden und somit die Bildung isolierter Rekombinationstypen extrem unwahrscheinlich. Eine Weiterentwicklung dieser Bastarde zu selbständigen Arten scheint am ehesten durch Allopolyploidisierung möglich, was jedoch nie beobachtet wurde. Die Entwicklungsmöglichkeiten der diploiden Sippe von *R. kuepferi* x *R. seguieri* können aufgrund der nur vereinzelt vorliegenden Daten kaum abgeschätzt werden.

2. Polyploide Bastarde (2n = 24, 32, 40). Die Bastardierung ist heteroploid; der eine Elter ist stets polyploid, der andere diploid. Es wurden zwei Sippen triploider Bastarde gefunden. Die eine, zwischen R. parnassifolius und R. seguieri, ist hochgradig steril; eine Weiterentwicklung und Vermehrung der wenigen Individuen scheint auch hier nur durch Verdopplung des Chromosomensatzes möglich. Die andere triploide Sippe, diejenige von R. kuepferi x R. seguieri, ist reduziert fertil. Auch sämtliche tetraploiden und pen-

taploiden Kombinationen (Bastarde von R. kuepferi mit R. aconitifolius, R. platanifolius und R. seguieri sowie R. parnassifolius x R. seguieri) sind reduziert fertil; sie alle gleichen in dieser Eigenschaft dem einen, polyploiden Elter (der andere Elter ist diploid und hoch fertil).

Der entscheidende Unterschied der polyploiden Bastarde und Eltern gegenüber den diploiden, sexuellen Sippen ist das Vorherrschen apomiktischer Fortpflanzung, wobei der unreduzierte Embryosack wahrscheinlich aus somatischen Zellen der Samenanlage entsteht (Aposporie; Kap. 6.4, 7.4, 8.4). Die Bastarde sind durch das Auslassen der Meiose genetisch stabil und von den Eltern isoliert. Sie haben eigene morphologische Merkmale und unterscheiden sich im ökologischen Verhalten meist deutlich von den Eltern. Aufgrund der beschränkten geographischen Verbreitung (wenige Fundorte in den Alpen) und der Kleinheit der Bastardpopulationen (einige 10 bis wenige 1000 Individuen) scheint es jedoch nicht sinnvoll, sie als eigenständige taxonomische Arten zu betrachten.

Natürliche Bastardierung allein rechtfertigt noch nicht ein Zusammenfassen der Eltern zu einer einzigen Art; vielmehr muss die Bastardierungsfähigkeit gleichwertig neben andern artumschreibenden Eigenschaften (Morphologie, Ökologie, geographische Verbreitung, Zytologie) betrachtet werden. Sie ist jedoch ein wertvolles Mass für den natürlichen Verwandtschaftsgrad zwischen Arten. STACE (1980, 1986) bezeichnet Bastardierung treffend als relatives, nicht aber absolutes Kriterium der Artabgrenzung. Da sich die untersuchten Eltern bezüglich der artumschreibenden Kriterien deutlich unterscheiden, ist ihr Artrang trotz der Bastardierungen nicht in Frage gestellt; jedoch bestehen zwischen ihnen unerwartet enge Verwandtschaftsbeziehungen. Gemäss der heutigen Aufteilung der weissblühenden Ranunculus-Arten (Tu-TIN 1964a) gehören die untersuchten Eltern in zwei verschiedene Sektionen (R. kuepferi und R. parnassifolius in die sect. Ranuncella [Spach] FREYN [1880]; R. aconitifolius, R. platanifolius und R. seguieri in die sect. Aconitifolii Tutin [1964b]). Diese Zweiteilung der Arten beruht vor allem auf der Blattmorphologie (ganzrandige gegenüber tief radiär geteilten Blättern). Es lassen sich dennoch auch morphologische Gemeinsamkeiten (behaarter Blütenboden, Rhizommerkmale; Kap. 4) zwischen den beiden Sektionen finden. Aufgrund der vielen intersektionalen Bastarde widerspricht die Zweiteilung den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen. Zudem sind die beiden Sektionen gegenüber anderen Gruppen weissblühender Hahnenfüsse (sect. Leucoranunculus Boiss.: Artengruppe des R. alpestris; sect. Crymodes

[A. Gray] Tutin: R. glacialis) morphologisch (Kap. 4) und genetisch (Kap. 9.3, 9.4) getrennt. Somit scheint ein Zusammenschluss der Sektionen Aconitifolii und Ranuncella zu einer einzigen Sektion unter dem älteren Namen sect. Ranuncella (Spach) Freyn angebracht.

## **ZUSAMMENFASSUNG**

In der vorliegenden Arbeit wird die Bastardnatur rätselhafter, bis in die Gegenwart umstrittener *Ranunculus*-Taxa anhand von umfangreichem Material nachgewiesen.

- 1. Als Voraussetzung für die Abklärung dieser Bastarde wurde das als Elter beteiligte Sammeltaxon Ranunculus aconitifolius L. s.l. eingehend untersucht (Kap. 5): Es enthält zwei sich nahe stehende Arten, die früher meist nicht unterschieden wurden, R. aconitifolius L. s.str. und R. platanifolius L. Die beiden Arten sind diploid (2n = 16), sexuell und bilden auch unter sich recht häufig diploide Bastarde mit reduzierter Fertilität.
- 2. Erstaunlich sind folgende, ausführlich dargestellte Bastardkombinationen:
  - Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L. s.l. (Kap. 6)
  - Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. seguieri Vill. (Kap. 7)
  - Ranunculus parnassifolius L. x R. seguieri Vill. (Kap. 8).
  - a. Die drei Kombinationen sind deshalb so überraschend, weil die Eltern in den morphologischen Merkmalen extrem gegensätzlich sind: R. kuepferi hat schmal lanzettliche, ganzrandige Blätter und ist meist 5-25 cm hoch, unverzweigt und 1blütig; R. aconitifolius s.l. hat im Umriss 5-7eckige, radiär geteilte Blätter mit ungeteilten oder grob geteilten Abschnitten, ist meist 15-120 cm hoch und reich verzweigt; R. seguieri hat ebenfalls im Umriss 5-7eckige, radiär geteilte Blätter, jedoch mit fein geteilten Abschnitten, ist nur 3-15 cm hoch und 1-10blütig, während R. parnassifolius oval lanzettliche bis rundliche, aber wie R. kuepferi ganzrandige Blätter besitzt und auch in andern Merkmalen dieser Art gleicht. Die Bastarde zeigen, in Abhängigkeit ihrer Ploidiestufe, vielfältigste intermediäre Blattformen. Die mor-

- phologischen Merkmale sämtlicher Eltern- und Bastardtaxa sind ausser in den Diagnosen (Kap. 5.1, 6.1, 7.1, 8.1) auch in einem Bestimmungsschlüssel dargestellt, der zusätzlich weitere weissblühende *Ranunculus*-Arten enthält (Kap. 4).
- b. Das pflanzensoziologische und ökologische Verhalten der Bastarde wurde anhand von Vegetationsaufnahmen, ökologischen Zeigerwerten und Beobachtungen am Standort mit demjenigen der Eltern verglichen (Kap. 5.2, 6.2, 7.2, 8.2).
- c. Die erstaunlichen Bastarde kommen an einigen Fundorten in der Natur vor. Die geographische Verbreitung der Taxa ist angegeben und in vergleichenden Karten dargestellt (Kap. 5.3, 6.3, 7.3, 8.3).
- d. Spezielle Aufmerksamkeit galt den zytologischen Untersuchungen. An allen Elternarten und Bastardkombinationen wurden die somatische Chromosomenzahl von mehreren Fundorten bestimmt: Während R. aconitifolius s.l. und R. seguieri stets diploid sind (2n = 16), kommen R. kuepferi, R. parnassifolius und die verschiedenen Bastarde mit diesen zwei Arten in mehreren Ploidiestufen vor (2n = 16, 24, 32, 40); nur die diploiden Sippen sind sexuell, die polyploiden dagegen apomiktisch (Kap. 5.4, 6.4, 7.4, 8.4). Das Auftreten der polyploiden, mit apomiktischer Fortpflanzung gekoppelten Chromosomenzahlen ist von besonderem Interesse und hat entscheidende Konsequenzen auf die Morphologie der Bastarde.
  - Aneuploide Zahlen wurden an 4 Pflanzen beobachtet (Kap. 6.4, 7.4). Auch Endomitosen wurden festgestellt (Kap. 3.2.2). Das Chromosomen-Banding brachte keine für die Taxonomie verwendbaren Resultate (Kap. 3.2.3).
- e. Aus den Pollenuntersuchungen (Kap. 5.5, 6.5, 7.5, 8.5) und umfangreichen Bestäubungsexperimenten (Kap. 5.6, 6.6, 7.6, 8.6) folgt, dass alle untersuchten Bastarde reduziert fertil bis fast vollständig steril sind. Mehrere, in der Natur vorkommende Bastardtaxa konnten experimentell hergestellt werden. Da die Keimung durch verschiedene künstliche Verfahren nicht beschleunigt werden konnte (Kap. 3.5) und sich auch die Entwicklung der Jungpflanzen meist über mehrere Jahre erstreckt, ist die Charakterisierung vieler Nachkommen noch lückenhaft.
- 3. Die Existenz einiger zweifelhafter Bastarde aus der Literatur wurde untersucht und zusätzliche Bastardierungsmöglichkeiten zwischen weissblühenden *Ranunculus*-Arten wurden geprüft (Kap. 9): Kreuzungen von

- R. aconitifolius L. s.l. mit R. pyrenaeus L. und mit R. angustifolius DC., mit R. seguieri Vill., mit R. alpestris L., mit R. glacialis L. und mit R. gramineus L. sowie R. alpestris L. x R. glacialis L. und Callianthemum coriandrifolium Rchb. x R. glacialis L. Nur die Kombination R. aconitifolius x R. angustifolius konnte im Experiment nachgewiesen werden; sie wurde jedoch in der Natur nicht gefunden.
- 4. Die Nomenklatur der Taxa wurde abgeklärt; Synonyme sind den korrekten Namen beigefügt (Kap. 5.1, 6.1, 7.1, 8.1). Fünf Bastardtaxa werden beschrieben:
  - Ranunculus x intermediifolius Huber, hybr. nov. (= R. aconitifolius L. x R. platanifolius L.)
  - Ranunculus x scissus Huber, hybr. nov. (= R. kuepferi Greuter & Burdet x R. platanifolius L.)
  - Ranunculus x scissus Huber nothosubsp. disjunctus Huber, nsubsp. nov. (= R. kuepferi Greuter & Burdet x R. platanifolius L.; 2n = 32, 40)
  - Ranunculus x digeneus Kerner ex Huber, hybr. nov. (= R. parnassifolius L. x R. seguieri Vill.)
  - Ranunculus x digeneus Kerner ex Huber nothosubsp. latemarensis Huber, nsubsp. nov. (= R. parnassifolius L. x R. seguieri Vill.; 2n = 40).

Zusätzlich wurden zwei nomenklatorische Änderungen vorgenommen:

- Ranunculus x lacerus Bell. nothosubsp. valesiacus (Suter) Huber, comb. et stat. nov. (= R. kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L.; 2n = 40)
- Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet subsp. orientalis Huber, nom. nov.

## **SUMMARY**

In the present work, the hybrid character of strange Ranunculus-taxa, controversial up to now, is demonstrated by means of extensive material.

1. As prerequisite for clarifying these hybrids the *Ranunculus aconitifolius* L. s.l. - complex was investigated in detail (chapter 5): It comprises two resembling species which were mostly not distinguished formerly, R.

- aconitifolius L. s.str. and R. platanifolius L. Both species are diploid (2n = 16), sexual, and quite frequently hybridize, resulting in diploid progeny with reduced fertility.
- 2. The following astonishing hybrid combinations were investigated in detail:
  - Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L. s.l. (chapter 6)
  - Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. seguieri Vill. (chapter 7)
  - Ranunculus parnassifolius L. x R. seguieri Vill. (chapter 8).
  - a. The three combinations are surprising because the parents are extremely different in their morphological characteristics: *R. kuepferi* has narrowly lanceolate, entire leaves and is mostly 5-25 cm high, unbranched and 1flowered; *R. aconitifolius* s.l. has 5-7angular in outline, palmately divided leaves with entire or coarsely divided segments, is mostly 15-120 cm high and multiple branched; *R. seguieri*, also with 5-7angular in outline, palmately divided leaves but with finely divided segments, is only 3-15 cm high and 1-10flowered, whereas *R. parnassifolius* has ovally lanceolate or roundish but, like *R. kuepferi*, entire leaves and looks in other characteristics like this species too. The hybrids show various intermediate forms of leaves dependent on their ploidy level. The morphological characteristics of all parent and hybrid taxa are presented in the diagnoses (chapters 5.1, 6.1, 7.1, 8.1) as well as in a dichotomous key which includes other white flowered *Ranunculus* species (chapter 4).
  - b. The phytosociological and ecological behaviour of the hybrids was compared with that of the parents by means of vegetation surveys, ecological indicator values, and observations at the habitat (chapters 5.2, 6.2, 7.2, 8.2).
  - c. The astonishing hybrids occur in some natural localities. The geographical distribution of the taxa is given and pointed out in comparing maps (chapters 5.3, 6.3, 7.3, 8.3).
  - d. Special attention was applied to the cytological investigations. The somatic chromosome number was determined for all parent species and hybrid combinations from numerous localities: While R. aconitifolius s.l. and R. seguieri are constantly diploid (2n = 16), R. kuepferi, R. parnassifolius and the various hybrids with these two species are found in several ploidy levels (2n = 16, 24, 32, 40); only the di-

- ploid taxa are sexual, whereas the polyploid are apomictic (chapters 5.4, 6.4, 7.4, 8.4). The occurrence of the polyploid chromosome numbers coupled with apomictic reproduction is of particular interest and has decisive consequences to the morphology of the hybrids.
- Aneuploid numbers were found in 4 plants (chapters 6.4, 7.4). Endomitoses were observed, too (chapter 3.2.2). Chromosome banding patterns proved to be unsuitable for taxonomy (chapter 3.2.3).
- e. Pollen investigations (chapters 5.5, 6.5, 7.5, 8.5) and extensive pollination experiments (chapters 5.6, 6.6, 7.6, 8.6) showed that all hybrids studied have reduced fertility or were almost completely sterile. It was possible to produce experimentally several hybrid taxa corresponding to those existing in nature. The characterisation of progeny is still incomplete because the germination could not be accelerated, although various artificial methods were tried (chapter 3.5), and because the development of the juvenile plants usually takes several years.
- 3. The existence of some doubtful hybrids from literature was investigated and additional possibilities for hybridisation between white-flowered Ranunculus species were tested (chapter 9): crosses of R. aconitifolius L. s.l. with R. pyrenaeus L. and with R. angustifolius DC., with R. seguieri Vill., with R. alpestris L., with R. glacialis L. and with R. gramineus L. as well as R. alpestris L. x R. glacialis L. and Callianthemum coriandrifolium Rchb. x R. glacialis L. Only the combination R. aconitifolius x R. angustifolius was successfully accomplished; it was not found, however, in nature.
- 4. Nomenclature of the taxa was clarified; synonyms are added to the correct names (chapters 5.1, 6.1, 7.1, 8.1). Five hybrid taxa are described:
  - Ranunculus x intermediifolius Huber, hybr. nov. (= R. aconitifolius L. x R. platanifolius L.)
  - Ranunculus x scissus Huber, hybr. nov. (= R. kuepferi Greuter & Burdet x R. platanifolius L.)
  - Ranunculus x scissus Huber nothosubsp. disjunctus Huber, nsubsp. nov. (= R. kuepferi Greuter & Burdet x R. platanifolius L.; 2n = 32, 40)
  - Ranunculus x digeneus Kerner ex Huber, hybr. nov. (= R. parnassifolius L. x R. seguieri Vill.)
  - Ranunculus x digeneus Kerner ex Huber nothosubsp. latemarensis Huber, nsubsp. nov. (= R. parnassifolius L. x R. seguieri Vill.; 2n = 40).

In addition two nomenclatural changes were made:

- Ranunculus x lacerus Bell. nothosubsp. valesiacus (Suter) Huber, comb. et stat. nov. (= R. kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L.; 2n = 40)
- Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet subsp. orientalis Huber, nom. nov.

## RESUME

Dans ce travail, l'origine hybride des renoncules énigmatiques et jusqu'à présent encore controversés est démontrée à l'aide d'un matériel important.

- 1. Une phase préalable à l'éclaircissement du problème de ces hybrides a été l'étude en détail du taxon collectif Ranunculus aconitifolius L. s.l. qui participe en tant que parent (chap. 5): il contient deux espèces proches qui autrefois n'étaient généralement pas distinguées: R. aconitifolius L. s. str. et R. platanifolius L. Les deux espèces sont diploïdes (2n = 16), sexuelles et forment assez souvent aussi entre elles des hybrides diploïdes à fertilité réduite.
- 2. Les combinaisons hybrides suivantes, présentées en détail, sont étonnantes:
  - Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L. s.l. (chap. 6)
  - Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet x R. seguieri Vill. (chap. 7)
  - Ranunculus parnassifolius L. x R. seguieri Vill. (chap. 8).
  - a. Les trois combinaisons sont particulièrement surprenantes parce que les parents sont extrêmement contraires dans leurs caractères morphologiques: R. kuepferi a des feuilles étroitement lancéolées, entières, et a le plus souvent 5-25 cm de haut, une tige non ramifiée et 1 fleur; R. aconitifolius s.l. a des feuilles à 5-7 angles divisées radialement avec des segments non divisés ou divisés grossièrement, a le plus souvent une hauteur de 15-120 cm et est pluriramifié; R. seguieri a également des feuilles à 5-7 angles divisées radialement, mais avec des segments finement divisés, n'a que 3-15 cm de haut et 1-10 fleurs, tandis que R. parnassifolius a des feuilles elliptiquement lancéolées à arrondies, mais comme R. kuepferi entières et

ressemble à cette espèce aussi dans d'autres caractères. Les hybrides ont selon leur niveau de ploïdie, des feuilles aux formes intermédiaires les plus variées. Les caractères morphologiques de tous les taxa de parents et d'hybrides sont présentés non seulement dans les diagnoses (chap. 5.1, 6.1, 7.1, 8.1), mais également dans une clé de détermination qui contient en outre d'autres espèces de renoncules à fleurs blanches (chap. 4).

- b. Le comportement phytosociologique et écologique des hybrides a été comparé à celui des parents à l'aide de relevés de végétation, de valeurs indicatrices écologiques et d'observations sur place (chap. 5.2, 6.2, 7.2, 8.2).
- c. Les hybrides étonnants se trouvent à plusieurs stations naturelles. La répartition géographique des taxa est indiquée et présentée sur des cartes comparatives (chap. 5.3, 6.3, 7.3, 8.3).
- d. Une attention particulière a été portée aux enquêtes cytologiques. Le nombre de chromosomes somatiques a été déterminé chez toutes les espèces de parents ainsi que toutes les combinaisons d'hybrides provenant de plusieurs stations: Alors que R. aconitifolius s.l. et R. seguieri sont toujours diploïdes (2n = 16), R. kuepferi, R. parnassifolius et les différents hybrides avec ces deux espèces existent en plusieurs niveaux de ploïdie (2n = 16, 24, 32, 40); seules les races diploïdes sont sexuelles, les polyploïdes étant apomictiques (chap. 5.4, 6.4, 7.4, 8.4). L'existence de nombres chromosomiques polyploïdes liée à la reproduction apomictique est d'un intérêt particulier et a des conséquences décisives sur la morphologie des hybrides.

Des nombres aneuploïdes ont été observés chez 4 plantes (chap. 6.4, 7.4). Des endomitoses ont été également constatées (chap. 3.2.2). Le chromosome-banding n'a pas donné de résultats utilisables pour la taxonomie (chap. 3.2.3).

e. Il résulte des enquêtes de pollen (chap. 5.5, 6.5, 7.5, 8.5) et des nombreux essais de pollinisation (chap. 5.6, 6.6, 7.6, 8.6) que tous les hybrides étudiés ont une fertilité réduite allant jusqu'à une stérilité quasiment complète. Il a été possible de produire expérimentellement plusieurs taxa d'hybrides existants dans la nature. La germination n'ayant pu être accélérée par différentes méthodes artificielles (chap. 3.5) et le développement des jeunes plantes s'étalant généralement sur plusieurs années, la caractérisation de nombreux descendants est encore incomplète.

- 3. L'existence de plusieurs hybrides douteux cités dans la littérature a été examinée, et différentes possibilités d'hybridisation supplémentaires entre des espèces de renoncules à fleurs blanches ont été testées (chap. 9): des croisements de R. aconitifolius L. s.l. avec R. pyrenaeus L. et avec R. angustifolius DC., avec R. seguieri Vill., avec R. alpestris L., avec R. glacialis L. et avec R. gramineus L. ainsi que R. alpestris L. x R. glacialis L. et Callianthemum coriandrifolium Rchb. x R. glacialis L. Seule la combinaison R. aconitifolius x R. angustifolius a pu être mise en évidence par l'expérience; cependant elle n'a pas été trouvée dans la nature.
- 4. La nomenclature des taxa a été clarifiée; des synonymes sont ajoutés aux noms corrects (chap. 5.1, 6.1, 7.1, 8.1). Cinq taxa d'hybrides sont décrits:
  - Ranunculus x intermediifolius Huber, hybr. nov. (= R. aconitifolius L. x R. platanifolius L.)
  - Ranunculus x scissus Huber, hybr. nov. (= R. kuepferi Greuter & Burdet x R. platanifolius L.)
  - Ranunculus x scissus Huber nothosubsp. disjunctus Huber, nsubsp. nov. (= R. kuepferi Greuter & Burdet x R. platanifolius L.; 2n = 32, 40)
  - Ranunculus x digeneus Kerner ex Huber, hybr. nov. (= R. parnassifolius L. x R. seguieri Vill.)
  - Ranunculus x digeneus Kerner ex Huber nothosubsp. latemarensis Huber, nsubsp. nov. (= R. parnassifolius L. x R. seguieri Vill.; 2n = 40).

De plus, deux modifications de nomenclature ont été effectuées:

- Ranunculus x lacerus Bell. nothosubsp. valesiacus (Suter) Huber, comb. et stat. nov. (= R. kuepferi Greuter & Burdet x R. aconitifolius L.; 2n = 40)
- Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet subsp. orientalis Huber, nom. nov.

## LITERATURVERZEICHNIS

- AGAPOVA N. D., 1980: In: LÖVE A. (ed.), Chromosome number reports LXIX. Taxon 29, 703-730.
- ALLAN H. H.,1949: Wild species-hybrids in the phanerogams. II. Bot.Rev. Lancaster 15, 77-105.
- ANDERSON E., 1948: Hybridization of the habitat. Evolution 2, 1-9.
- Anderson E., 1949: Introgressive hybridization. Wiley, New York; Chapmann & Hall, London, 109 S.
- ANDERSON E., 1953: Introgressive hybridization. Biol.Rev. Cambridge Philos.Soc. 28, 280-307.
- BALTISBERGER M., 1980: Die Artengruppe des Ranunculus polyanthemos L. in Europa. Ber.Schweiz.Bot.Ges. 90, 143-188.
- BALTISBERGER M., 1981: Verwandtschaftsbeziehungen zwischen der Gruppe des Ranunculus polyanthemos L. und R. repens L. sowie Arten der Gruppen des R. acris L. und des R. bulbosus L. Bot.Helv. 91, 61-74.
- BALTISBERGER M. und HESS H. E., 1986: Zur Verbreitung von Ranunculus polyanthemoides Boreau und R. nemorosus DC. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 87, 79-90.
- BALTISBERGER M. und HUBER W., 1987a: Chromosome number report. IOPB Newsletter 9, 4-5.
- BALTISBERGER M. und HUBER W., 1987b: In: LÖVE A. (ed.), Chromosome number reports XCVI. Taxon 36, 659-661.
- BALTISBERGER M. und MÜLLER M., 1981: Vergleichende cytotaxonomische Untersuchungen an Ranunculus seguieri und der Artengruppe des R. alpestris (Ranunculaceae). Pl.Syst.Evol. 138, 47-60.
- BAUER Z., 1950: Ranunculus. In: SKALINSKA M., Studies in chromosome numbers of Polish angiosperms. Acta Soc.Bot. Poloniae 20, 45-68.
- BAUER Z., 1954: Cyto-ecological studies in three species of *Ranunculus* from the Tatra Mts. Acta Soc.Bot. Poloniae 23, 229-242.
- BECHERER A., 1956: Florae Vallesiacae supplementum. Denkschr.Schweiz.Naturf.Ges. 81,1-556.
- BEGUIN C., 1972: Contribution à l'étude phytosociologique et écologique du Haut Jura. Beitr.Geobot.Landesaufn. Schweiz 54, 1-190.
- BELLARDI L., 1791: Appendix ad Floram Pedemontanam. Mém.Acad.Roy.Sci. Turin 5, 209-286.
- BERSET J., 1969: Pâturages, prairies et marais montagnards et subalpins des Préalpes fribourgeoises. Commun.Stat.Int.Géobot.Médit. Montpellier 183, 1-55.
- BIRIA J. A. J., 1811: Histoire naturelle et médicale des renoncules. Martel, Montpellier. 52 S.
- BÖCHER T. W., 1938a: Cytological studies in the genus *Ranunculus*. Dansk Bot.Ark. 9, 1-33.
- BÖCHER T. W., 1938b: Zur Zytologie einiger arktischen und borealen Blütenpflanzen. Svensk Bot. Tidskr. 32, 346-361.
- Braun-Blanquet J., 1948: Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens. Vegetatio 1, 29-41
- BRAUN-BLANQUET J., 1949: Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens (IV). Vegetatio 2, 20-37.
- Braun-Blanquet J., 1950: Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens (V). Vegetatio 2, 214-237.
- BRAUN-BLANQUET J., 1951: Pflanzensoziologie. (2. Aufl.). Springer, Wien. 631 S.

- Braun-Blanquet J., 1954: La végétation alpine et nivale des Alpes frainçaises. Commun.Stat.Int.Géobot.Médit. Montpellier 125, 1-72.
- Braun-Blanquet J., 1969: Die Pflanzengesellschaften der rätischen Alpen im Rahmen ihrer Gesamtverbreitung. I. Teil. Bischofberger, Chur. 100 S.
- Braun-Blanquet J., 1973: Zur Kenntnis der Vegetation alpiner Lawinenbahnen. Mitt.Florist.-Soziol.Arbeitsgem.N.F. 15/16, 146-152.
- BRAUN-BLANQUET J., 1976: Fragmenta phytosociologica raetica III. Veröff.Geobot.Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 58, 1-12.
- BRIQUET J., 1893: La Florule du Mont Soudine (Alpes d'Annecy). III. Notes sur quelques plantes observées au Mont Soudine. Rev. Gén. Bot. 5, 371-381.
- BRÜGGER C. G., 1878-1880: Wildwachsende Pflanzenbastarde in der Schweiz und deren Nachbarschaft. Jahresber.Naturf.Ges. Graubündens 23/24, 47-123.
- BURNAT E., 1892: Flore des Alpes Maritimes. Georg, Genève, Bâle, Lyon 1, 302 S.
- BURNAT E., 1902: Flore des Alpes Maritimes. Georg, Genève, Bâle, Lyon 3, 173-332.
- BUSER R., 1887: Die Brügger'schen Weidenbastarde. In: GREMLI A., Neue Beiträge zur Flora der Schweiz. Wirz-Christen, Aarau 4, 87.
- CAMUS G., 1903: Documents nouveaux sur la flore de France. Bull.Soc.Bot. France 50, 16-22.
- CAVILLIER F., 1913-1915: Flore des Alpes Maritimes, par BURNAT E. Supplément aux quatre premiers volumes. Georg, Genève, Bâle, Lyon 5, 1-95.
- CHENEVARD P., 1898-1899: Notes floristiques. Bull.Trav.Soc.Bot. Genève 9, 118-131.
- COOK C. D. K., 1966: A monographic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray. Mitt.Bot.Staatssamml. München 6, 47-237.
- Dalla Torre K. W. v. und Sarnthein L. v., 1909: Flora der Gefürsteten Grafschaft Tirol, des Landes Vorarlberg und des Fürstenthumes Liechtenstein. Wagner'sche Univ.-Buchhandlung, Innsbruck VI/2, 964 S.
- DAMBOLDT J., 1974: Ranunculus. In: HEGI G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa. (2. Aufl.). Parey, Berlin, Hamburg III/3, 356 S.
- DE CANDOLLE A. P., 1824: Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Treuttel & Würtz, Paris 1, 747 S.
- DICKENMANN R., 1982: Genetisch-ökologische Untersuchungen an Ranunculus montanus Willd. s.l. aus der alpinen Stufe von Davos (Graubünden). Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 78, 1-89.
- DIETL W., 1972: Die Vegetationskartierung als Grundlage für die Planung einer umfassenden Alpverbesserung im Raume von Glaubenbüelen (Obwalden). Alpwirtschaft und Landschaftspflege im Gebiet Glaubenbüelen/OW. Oberforstamt Obwalden, Sarnen. 1-151.
- DÖRFLER I., 1918: Ranunculus Wettsteinii Dörfler spec. nova. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., Anz. 55, 282-283.
- D'OVIDIO R., MARCHI P. und VISONA L., 1986: Numeri cromosomici per la Flora Italiana: 1053-1063. Inform.Bot.Ital. 18, 145-152.
- DUMORTIER B.-C., 1823: Commentationes botanicae. Casterman-Dieu, Tournay. 52.
- DYER A. F., 1963: The use of lacto-propionic orcein in rapid squash methods for chromosome preparations. Stain. Technol. 38, 85-90.
- ELLENBERG H. und KLÖTZLI F., 1972: Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Mitt.Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswesen 48, 587-930.
- ENGELSKJØN T. und KNABEN G., 1971: Chromosome numbers of scandinavian arctic-alpine plant species III. Acta Boreal., A, Sci. 28, 1-30.
- FAURE A., 1904: Mon opinion sur le *Ranunculus Faurei* Rouy et Camus. Bull.Herb. Boissier 4, 1219-1221.
- FAVARGER C., 1965: Notes de caryologie alpine IV. Bull.Soc. Neuchâtel. Sci.Nat. 88, 5-60.

- FAVARGER C., 1969: Notes de caryologie alpine V. Bull.Soc. Neuchâtel. Sci.Nat. 92,13-30.
- FAVARGER C. und HUYNH K. L., 1964: In: LÖVE A. und SOLBRIG O. T. (eds.), IOPB chromosome number reports II. Taxon 13, 201-209.
- FAVARGER C. und KUPFER P., 1968: Contribution à la cytotaxinomie de la flore alpine des Pyrénées. Collect.Bot. (Barcelona) 7, 325-352.
- FIORI A. und PAOLETTI G., 1896-1898: Flora analitica d'Italia. Tipografia del Seminario, Padova 1, 607 S.
- FLÜTSCH P., 1930: Über die Pflanzengesellschaften der alpinen Stufe des Berninagebietes. Jahresber.Naturf.Ges. Graubündens 68, 1-56.
- Fossati A., 1980: Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 73, 1-193.
- FREYN J., 1880: Trib. I. Ranunculeae DC. In: WILLKOMM M. und LANGE J., Prodromus Florae Hispanicae. Schweizerbart, Stuttgart 3, 1144 S.
- FREYN J., 1890: Beiträge zur Kenntniss einiger Arten der Gattung Ranunculus. III. Über hybride Ranunkeln. Bot. Centralbl. 41, 33-37.
- FRITSCH C., 1894: Beiträge zur Flora der Balkanhalbinsel. I. Verh.Zool.-Bot.Ges. Wien 44, 93-136.
- GAGNIEU A., 1965: Les chromosomes dans la cellule, la plante, l'espèce. In: MASSON et al. (eds.), Travaux dédiés à Lucien Plantefol. Masson, Paris. 465-477.
- GANDOGER M., 1910: Novus conspectus florae Europae. Hermann, Paris; Weigel, Leipzig. 541 S.
- GAUDIN I., 1828: Flora Helvetica. Orell Füssli, Zürich 3, 590 S.
- GAUTIER G., 1897: Catalogue raisonné de la flore des Pyrénées-Orientales. Latrobe, Perpignan. 550 S.
- GOEPFERT D., 1974: Karyotypes and DNA content in species of *Ranunculus* L. and related genera. Bot.Not. 127, 464-489.
- GRANT V., 1958. The regulation of recombination in plants. Cold Spring Harbor Symp.Quant.Biol. 23, 337-363.
- GRANT V., 1963: The origin of adaptations. Columbia Univ. Press, New York, London.
- GRANT V., 1981: Plant speciation. (2. Aufl.). Columbia Univ. Press, New York. 563 S.
- GREGORY W. C., 1941: Phylogenetic and cytological studies in the *Ranunculaceae* Juss. Trans.Amer.Philos.Soc., New Ser. 31, 443-521.
- GREGSON N. M., 1965: Chromosome morphology and cytogenetics in the genus *Ranunculus* L. Ph.D. Thesis Univ. Liverpool. 349 S.
- GRENIER C. und GODRON D. A., 1848: Flore de France. Baillière, Paris; Baillière, London; De Sainte-Agathe, Besançon 1, 766 S.
- GREUTER W., 1987: Ranunculus kuepferi Greuter & Burdet, nom. nov. In: GREUTER W. und RAUS T. (eds.), Med-checklist notulae, 14. Willdenowia 16, 439-452.
- GUINOCHET M., 1938: Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes). Commun.Stat.Int.Géobot.Médit. Montpellier 59, 1-458.
- GUINOCHET M., 1967: Sur les nombres chromosomiques de quelques espèces dans les Alpes maritimes et certaines stations limitrophes. Compt.Rend.Hebd. Séances Acad.Sci., Sér. D 264, 1623-1625.
- HALLER A. v., 1768: Historia stirpium indigenarum Helvetiae inchoata. Societatis Typographicae, Bern 2, 323 S.
- HEGG Ö., 1965: Untersuchungen zur Pflanzensoziologie und Ökologie im Naturschutzgebiet Hohgant (Berner Voralpen). Beitr.Geobot.Landesaufn. Schweiz 46, 1-188.
- HEISER C. B., 1949: Natural hybridization with particular reference to introgression. Bot.Rev. Lancaster 15, 645-687.
- HESS H., 1953: (Ranunculus acer L. x Ranunculus Steveni Andrz.) H. Hess, ein neuer

- Bastard aus dem St.-Galler Rheintale. Ber.Schweiz.Bot.Ges. 63, 267-270.
- HESS H., 1955: Systematische und zytogenetische Untersuchungen an einigen Ranunculus-Arten aus der Nemorosus-Gruppe. Ber.Schweiz.Bot.Ges. 65, 272-301.
- HESS H. E., LANDOLT E., HIRZEL R., 1976, 1977, 1980: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. (2. Aufl.). Birkhäuser, Basel, Stuttgart. 3 Bde. 2690 S.
- HÖHN W., 1936: Vegetationsstudien in Oberiberg (Schwyz). Die hygrophilen Pflanzengesellschaften. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 46, 365-411.
- HOLMGREN P.K., KEUKEN W., SCHOFIELD E. K., 1981. Index Herbariorum I. (7. Aufl.). Regnum Veg. 106, 1-452.
- HUBER W., 1984: Ranunculus aconitifolius L. s.l. x R. plantagineus All. (R. lacerus Bell.): Ein natürlicher Bastard aus den Alpen. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 51, 35.
- HUBER W., 1985: Neue Chromosomenzahlen bei Ranunculus plantagineus All. (Artengruppe des R. pyrenaeus L.). Bot.Helv. 95, 19-24.
- HUBER W., 1986: Surprising hybrids in the genus *Ranunculus* L. IOPB Symposium Zürich. Book of abstracts, 66.
- HULTEN E. und FRIES M., 1986: Atlas of North European vascular plants north of the tropic of cancer. Koeltz, Königstein 1, 498 S.
- HUNDT R., 1985: Untersuchungen zur Höhenstufendifferenzierung der *Polygono-Trisetion*-Gesellschaften im Gebiet von Davos. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 52, 74-116.
- JACCARD H., 1895: Catalogue de la flore valaisanne. Nouv.Mém.Soc.Helv.Sci.Nat. 34, 1-472.
- JENNY-LIPS H., 1930: Vegetationsbedingungen und Pflanzengesellschaften auf Felsschutt. Beih.Bot.Centralbl. 46, 119-296.
- JØRGENSEN C.A., SØRENSEN T., WESTERGAARD M., 1958: The flowering plants of Greenland. Biol.Skr. 9/4, 1-172.
- KERNER A., 1888: Schedae ad floram exsiccatam Austro-Hungaricam. Typographia Caesarea, Wien 5, 118 S.
- KERNER A., 1898: Pflanzenleben. (2. Aufl.). 2. Die Geschichte der Pflanzen. Bibliographisches Institut, Leipzig, Wien. 778 S.
- KNABEN G. und ENGELSKJØN T., 1967: Chromosome numbers of scandinavian arctic-alpine plant species II. Acta Boreal., A, Sci. 21, 1-57.
- KUNZ H., 1938: Über das angebliche Vorkommen von *Ranunculus bilobus* Bertol. in der Schweiz. Ber.Schweiz.Bot.Ges. 48, 253-272.
- KUPFER P., 1969: Recherches cytotaxinomiques sur la flore des montagnes de la péninsule ibérique. Bull.Soc. Neuchâtel. Sci.Nat. 92, 31-48.
- KUPFER P., 1971: Liens génétiques entre les flores alpienne et pyrénéenne. Actes du colloque sur la flore et la végétation des chaînes alpine et jurassienne. Ann.Litt.Univ. Besançon. 167-185.
- KUPFER P., 1974: Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. Boissiera 23, 1-322.
- KUPFER P. und FAVARGER C., 1967: Premières prospections caryologiques dans la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. Compt.Rend.Hebd. Séances Acad.Sci., Sér. D 264, 2463-2465.
- KURITA M., 1957: Chromosome studies in *Ranunculaceae* III. Karyotypes of the subtribe *Ranunculinae*. Rep.Biol.Inst. Ehime Univ. 2, 1-8.
- LACOSTE A., 1975: La végétation de l'étage subalpin du bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes). Phytocoenologia 3, 83-345.
- LAMARCK J. de und De CANDOLLE A.P., 1815: Flore Française. (3. Aufl.). Desray Paris 4, 944 S.
- LANDOLT E., 1954: Die Artengruppe des Ranunculus montanus Willd. in den Alpen und

- im Jura. Ber.Schweiz.Bot.Ges. 64, 9-83.
- LANDOLT E., 1956: Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* Willd. in den Pyrenäen und anderen europäischen Gebirgen westlich der Alpen. Ber.Schweiz.Bot.Ges. 66, 92-117.
- LANDOLT E., 1977: Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 64, 1-208.
- LANGLET O. F. I., 1927: Beiträge zur Zytologie der Ranunculazeen. Svensk Bot. Tidskr. 21, 1-17.
- LANGLET O., 1932: Über Chromosomenverhältnisse und Systematik der *Ranunculaceae*. Svensk Bot. Tidskr. 26, 381-400.
- LANGLET O., 1936: Några bidrag till kännedomen om kromosomtalen inom *Nymphaeaceae*, *Ranunculaceae*, *Polemoniaceae* och *Compositae*. Svensk Bot. Tidskr. 30, 288-294.
- LARSEN K., 1953: Chromosome numbers of some European flowering plants. Bot.Tidsskr. 50, 91.
- LARSEN K., 1954: Chromosome numbers of some European flowering plants. Bot.Tidsskr. 50, 163-174.
- LARTER L. N. H., 1932: Chromosome variation and behaviour in *Ranunculus* L. J.Genet. 26, 255-283.
- LEEMANN U. und RUCH F., 1983: DNA and base content in the nuclei and the sex chromatin of *Rumex acetosa*. Bot.Helv. 93, 77-83.
- LEJEUNE A.-L.-S. und COURTOIS R., 1831. Compendium florae Belgicae. Collardin, Lüttich 2, 320 S.
- LÖVE A. und LÖVE D., 1944: Cyto-taxonomical studies on boreal plants. III. Some new chromosome numbers of scandinavian plants. Ark.Bot. 31A./12, 1-22.
- LÖVE A. und LÖVE D., 1948: Chromosome numbers of northern plant species. Univ.Inst. Appl.Sci.Dep.Agric.Rep., Reykjavíc, Ser. B 3, 1-131.
- LÖVE A. und LÖVE D., 1961: Chromosome numbers of Central and Northwest European plant species. Opera Bot. 5, 1-581.
- LOVKA M., SUSNIC F., LÖVE A., LÖVE D., 1971: In: LÖVE A. (ed.), IOPB chromosome number reports XXXIV. Taxon 20, 785-797.
- MAJOVSKY J. et al., 1974: Index of chromosome numbers of Slovakian flora. Part 4. Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot. 23, 1-23.
- MAJOVSKY J. et al., 1976. Index of chromosome numbers of Slovakian flora. Part 5. Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot. 25, 1-18.
- MARCHI P. und VISONA L., 1982: Numeri cromosomici per la Flora Italiana: 889-905. Inform.Bot.Ital. 14, 248-258.
- MARKS G. E., 1976: Giemsa bands and B-chromosomes. In: JONES K. and BRANDHAM P. E. (eds.), Current chromosome research. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, New York, Oxford. 222-223.
- MEUSEL H., JÄGER E., WEINERT E., 1965: Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Karten. Fischer, Jena. 258 S.
- MÜLLER M. und BALTISBERGER M., 1984: Cytotaxonomische Untersuchungen in der Artengruppe des Ranunculus alpestris (Ranunculaceae). Pl.Syst.Evol. 145, 269-289.
- MURR J., 1923: Neue Übersicht über die Farn- und Blütenpflanzen von Vorarlberg und Liechtenstein. Bregenz; Unterberger, Feldkirch 2, 145-288.
- NOGLER G. A., 1984: Genetics of apospory in apomictic Ranunculus auricomus. V. Conclusion. Bot.Helv. 94, 411-422.
- OBERDORFER E., 1950: Beitrag zur Vegetationskunde des Allgäu. Beitr.Naturk.Forsch.Südwestdeutschl. 9/2, 29-98.
- OBERDORFER E., 1957: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Pflanzensoziologie 10, 1-564.
- OBERDORFER E., 1977: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. (2. Aufl.). Pflanzensoziologie 10/1, 1-311.

- OBERDORFER E., 1983a: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. (2. Aufl.). Pflanzensoziologie 10/3, 1-455.
- OBERDORFER E., 1983b: Pflanzensoziologische Exkursionsflora. (5. Aufl.). Ulmer, Stuttgart. 1051 S.
- OZENDA P., 1953: Notes floristiques sur les Alpes-Maritimes. Monde Pl. 293-297, 22-24.

PALEZIEUX P. de, 1923a: Monde Pl. 25/140, 6.

- PALEZIEUX P. de, 1923b: A propos du Ranunculus aconitoides DC. Monde Pl. 27/142, 2-3.
- PAMPANINI R., 1928a: Che cosa è il "Ranunculus digeneus" Kern.? Nuovo Giorn.Bot. Ital., Nuova Ser. 35, 555-557.
- PAMPANINI R., 1928b: Il "Ranunculus Seguieri" Vill. Nuovo Giorn.Bot.Ital., Nuova Ser. 35, 214-224.
- PAYOT V., 1882: Florule du Mont-Blanc. Sandoz & Thuillier, Paris. 291 S.
- PFADENHAUER J., 1973: Versuch einer vergleichend-ökologischen Analyse der Buchen-Tannen-Wälder des Schweizer Jura (Weissenstein und Chasseral). Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 50, 1-60.
- PIGNATTI S., 1982: Flora d'Italia. Edagricole, Bologna 1, 790 S.
- Pons G., 1897: Sopra un ibrido nuovo e sopra una nuova località italiana pel *Ranunculus Agerii* Bert. Boll.Soc.Bot.Ital., 241-243.
- Pons G., 1898: Saggio di una rivista critica delle specie italiane del genere *Ranunculus* L. Nuovo Giorn.Bot.Ital., Nuova Ser. 5, 353-392.
- QUANTIN A. und NETIEN G., 1940: Les associations végétales de l'étage alpin des Alpes de l'Oisans. Bull.Soc.Bot. France 87, 27-47.
- REICHENBACH L., 1830-1832: Flora Germanica exkursoria. Cnobloch, Leipzig. 878 S.
- REICHENBACH H. G. L., 1839-1840: Deutschlands Flora. Papaveraceae, Capparideae, Violaceae, Cistineae, Ranunculaceae. Hofmeister, Leipzig. 163 S.
- RICHARD J.-L., 1977: La végétation du Vanil Noir et du Vallon des Morteys. Bull.Soc.Fribourg.Sci.Nat. 66, 1-52.
- RICHARD J.-L., 1985: Observations sur la sociologie et l'écologie de *Ranunculus Seguieri* Villars dans le Jura Genevois et les Alpes de Brienz. Bot.Helv. 95, 25-31.
- RITTER J., 1972a: Les groupements végétaux des étages subalpin et alpin du Vercors méridional. Essai d'interprétation statistique. Vegetatio 24, 313-403.
- RITTER J., 1972b: Remarques caryologiques et phytosociologiques sur quelques taxons du Jura et des Alpes. Rev.Cytol.Biol.Vég. 35, 281-294.
- RITTER J., 1972c: Sur la présence, dans le Vercors méridional, des cytotypes diploïde et tétraploïde d'Anthyllis montana L. et du cytotype diploïde de Ranunculus pyrenaeus L. Compt.Rend. Séances Soc.Biol. Besançon 166, 1622-1625.
- RIVAS-MARTINEZ S., IZCO J., COSTA M., 1971: Sobre la flora y la vegetación del macizo de Peña Ubiña. Trab.Dep.Bot.Fisiol.Veg. 3, 47-123.
- ROUY G., 1893: Un Ranunculus hybride nouveau (R. luizeti). Bull.Soc.Bot. France 40, 215.
- ROUY G., 1895a: Illustrationes plantarum Europae rariorum. Deyrolle, Paris 2, 9-16.
- ROUY G., 1895b: Illustrationes plantarum Europae rariorum. Deyrolle, Paris 4, 25-32.
- ROUY G., 1898: Illustrationes plantarum Europae rariorum. Deyrolle, Paris 10, 75-82.
- ROUY G., 1901: Illustrationes plantarum Europae rariorum. Deyrolle, Paris 15, 116-223.
- ROUY G., 1905: Illuatrationes plantarum Europae rariorum. Deyrolle, Paris 20, 156-168.
- ROUY G., 1922: Table alphabétique des noms des plantes décrites et reproduites dans les Illustrationes plantarum Europae rariorum auctore G. ROUY. Monde Pl. 24/139, 2-3.
- ROUY G., 1923: Monde Pl. 26/141, 2.
- ROUY G. und CAMUS E.-G., 1901: Flore de France. Additions et corrections typographiques. Rouy, Asnières; Camus, Paris; Deyrolle, Paris 7, 409-414.

- ROUY G. und FOUCAUD J., 1893: Flore de France. Rouy, Asnières; Foucaud, Rochefort 1, 264 S.
- SCHRANK F. de P. de, 1819: Plantae rariores horti academici Monacensis. Institutus lithographicus Scholae festivalis, Monaco 2, 100 S.
- SEITZ W., 1972: Beitrag zur Zytotaxonomie von Ranunculus platanifolius L. und R. aconitifolius L. Beitr.Biol. Pflanzen 48, 255-264.
- SKALINSKA M., CZAPIK R., PIOTROWICZ M. et al., 1959: Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperms (dicotyledons). Acta Soc.Bot. Poloniae 28, 487-529.
- SOKOLOVSKAYA A. P., 1958: On the correlation between the number of chromosomes and the size of pollengrains in the arctic species of *Ranunculaceae* and *Saxifragaceae*. Bot.Zurn.SSSR 43, 1146-1155.
- SOKOLOVSKAYA A. P. und STRELKOVA O. S., 1960: Geographical distribution of the polyploid species of plants in the Eurasiatic Arctic. Bot.Zurn.SSSR 45, 369-381.
- SOPOVA M. und SEKOVSKI Z., 1982: Chromosome atlas of some Macedonian angiosperms. Macedon.Acad.Sci. Arts, Sect.Biol.Med.Sci., Skopje, 1-60.
- STACE C. A., 1980: Plant taxonomy and biosystematics. Arnold, London. 279 S.
- STACE C. A., 1986: Hybridization and plant taxonomy. Symb.Bot.Upsal. 27/2, 9-18.
- STAFLEU F. A. und COWAN R.S., 1986: Taxonomic literature. (2. Aufl.). Regnum Veg. 115, 1-926.
- STEBBINS G. L., 1950: Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press, New York. 643 S.
- STEBBINS G. L., 1959: The role of hybridization in evolution. Proc.Amer.Philos.Soc. 103, 231-251.
- STOFFELS M., 1821: Description d'une espèce hybride du genre renoncule. Ann.Gén.Sci. Phys. 8, 352-353.
- SÜNDERMANN F., 1916: Aus verschiedenen Florengebieten. Beiträge, Bemerkungen und Notizen. Allg.Bot.Z.Syst. 22, 57-63.
- SUTER J. R., 1802: Flora Helvetica. Orell Füssli, Zürich 1, 345+314 S.
- TANAKA R. und TANIGUCHI K., 1975: A banding method for plant chromosomes. Jap.J.Genet. 50, 163-167.
- TANIGUCHI K, TANAKA R., YONEZAWA Y., KOMATSU H., 1975: Types of banding patterns of plant chromosomes by modified BSG method. Kromosomo 100, 3123-3135.
- TISCHLER G., 1950: Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas. Junk, 'S-Gravenhage. 263 S.
- TRALAU H., 1958: Studie über den arctisch-alpinen Ranunculus platanifolius L. und den alpinen Ranunculus aconitifolius L. Beitr.Biol. Pflanzen 34, 479-507.
- TUTIN T. G., 1964a: Ranunculus L. In: TUTIN T. G., HEYWOOD V. H., BURGES N. A., VALENTINE D. H., WALTERS S. M., WEBB D. A. (eds.), Flora Europaea. Univ. Press, Cambridge 1, 464 S.
- TUTIN T. G., 1964b: *Ranunculaceae*. In: HEYWOOD V. H., Flora Europaea. Notulae systematicae ad Floram Europaeam spectantes no. 3. Feddes Repert. 69, 1-62.
- TUTIN T. G., HEYWOOD V. H., BURGES N. A., MOORE D. M., VALENTINE D. H., WALTERS S. M., WEBB D. A. (eds.), 1964-1980: Flora Europaea. Univ. Press, Cambridge. 5 Bde. 2246 S.
- URBANSKA-WORYTKIEWICZ K. und LANDOLT E., 1972: Natürliche Bastarde zwischen Cardamine amara L. und C. rivularis Schur aus den Schweizer Alpen. Ber.Geobot.Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 41, 88-101.
- VACHOVA M. und PACLOVA L., 1976: In: LÖVE A. (ed.). IOPB chromosome number reports LIII. Taxon 25, 483-500.
- VILLARS D., 1789: Histoire des plantes de Dauphiné. L'Auteur & les Libraires, Grenoble; Périsse, Piestre & de La Molière, Lyon; Prévost, Paris 3, 832 S.
- VOGEL A., 1981: Zur Vergesellschaftung von Cicerbita alpina und Ranunculus platani-

- folius im Westharz. Tuexenia 1, 135-138.
- Voss E. G. et al., 1983: International code of botanical nomenclature. Regnum Veg. 111,
- VUILLE C., 1987: Populations hybridogènes iso- et hétéroploïdes chez les Ranunculus sect. Ranuncella (Spach) Freyn dans les Pyrénées. In: AMIGO J.-J., BAUDIERE A., MUSCAT A. (eds.), Colloque International de Botanique Pyrénéenne, La Cabanasse (Pyrénées-Orientales), 1986, 255-269.
- VUILLE C. und KUPFER P., 1985: Aposporie chez le Ranunculus parnassifolius L. I. Etude cytoembryologique. Bull.Soc.Neuchâtel. Sci.Nat. 108, 123-134.
- WEILENMANN K., 1981: Bedeutung der Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 48, 68-119.
- WIKUS E., 1959: Die Vegetation der Lienzer Dolomiten (Osttirol). Arch.Bot.Biogeogr.Ital. 35, 201-225.
- YERLY M., 1970: Ecologie comparée des prairies marécageuses dans les Préalpes de la Suisse occidentale. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 44, 1-119.
- ZICKLER D., 1967: Orophytes. Inform.Ann.Caryosyst.Cytogén. 1, 7-10.
- ZOLLITSCH B., 1967-1968: Soziologische und ökologische Untersuchungen auf Kalkschiefern in hochalpinen Gebieten. Teil I. Ber.Bayer.Bot.Ges. 40, 67-100.

Adresse des Autors: Walter Huber Geobotanisches Institut ETH Universitätstrasse 2

CH-8092 Zürich