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

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 78 (1982)

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

Autor: Dickenmann, Regula

Kapitel: 1: Einleitung und Problemstellung

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308690

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 15.07.2025

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

1. Einleitung und Problemstellung

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

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

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

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

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

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

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

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

1. Neopolyploide, die am Anfang ihrer Ausbreitung stehen, deren Eltern aber immer noch dominieren. Phylogenetisch betrachtet, sind es die jüngsten Polyploiden. Die Neopolyploiden kommen innerhalb des gleichen Areals wie ihre Eltern, ja innerhalb der gleichen Population, vor. Modellbeispiele für Neopolyploidie sind *Tragopogon miscellus* und *T. mirus*, zwei allotetraploide Arten in Nordamerika, die 1949 entdeckt wurden (OWNBEY 1950). Es ist bekannt, dass die diploiden Elternarten dieser Taxa vor etwa 50 Jahren in Nordamerika eingeschleppt worden sind.

2. Als Mesopolyploide sind "gute" polyploide Arten mit meist grosser geographischer Verbreitung zu betrachten. Die Eltern können teilweise noch vorhanden sein und verschiedene Verbreitungsareale besiedeln oder teilweise sympatrisch mit Polyploiden sein. Mesopolyploide sind durch viele bekannte Artengruppen vertreten. Als Beispiel sei hier nur die nordamerikanische Gruppe der *Zauschneria californica* erwähnt (CLAUSEN et al. 1940).

3. Palaeopolyploide sind taxonomisch isoliert. Die Eltern sind unbekannt. Nicht selten handelt es sich um sogenannt mono- oder oligotypische Gattungen. Die geographische Verbreitung der Palaeopolyploiden ist limitiert, häufig sind es Endemiten. Phylogenetisch betrachtet ist es die älteste Gruppe. Ein klassisches Beispiel für Palaeopolyploidie ist *Berardia subacaulis* (2n=36), ein Endemit der Westalpen (FAVARGER 1959, 1969).

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

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

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

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

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

2. Beschreibung des Untersuchungsgebietes

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

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

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

Das Relief ist im Untersuchungsgebiet meist stark gegliedert, was die