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: 8: Diskussion

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: 14.07.2025

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

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

8. Diskussion

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

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

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

Ein deutlicher Einfluss des Substrates zeigte sich bei *R. montanus* s.l. im Cyanogenese-Polymorphismus (DICKENMANN 1982, URBANSKA und DICKENMANN 1981). Es wird vermutet, dass ein Zusammenhang zwischen der Cyanogenese und dem Stickstoffmetabolismus bestehen könnte (URBANSKA 1981a, 1982, URBANSKA und SCHWANK 1980), da in Silikatböden Stickstoff in Form von Ammonium-Ionen (NH_4-N) und in Dolomitböden als Nitrat-Ionen (NO_3-N) vorhanden ist (GIGON 1971). Bei *R. montanus* s.l. wurde festgestellt, dass cyanogene Phänotypen auf Dolomit dreimal häufiger waren als auf Silikat (32% resp. 10%). Bei der Untersuchung des Cyanogenese-Polymorphismus wurden auch Unterschiede zwischen benachbarten Populationen auf demselben Substrat gefunden, was ein weiterer Hinweis dafür ist, dass Differenzierungsprozesse kleinräumig in Populationssektoren von *R. montanus* s.l. stattfinden. Interessanterweise waren bei *Lotus alpinus* aus dem gleichen Untersuchungsgebiet die Verhältnisse genau gleich, nur der Anteil der cyanogenen Phänotypen war allgemein viel höher. Auf Dolomit wurden 63% cyanogene Pflanzen gefunden, auf Silikat 21% (URBANSKA 1982).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Am Jakobshorn ist ein Einfluss von Dolomitgestein ausgeschlossen. Beson-

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

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

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

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

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

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

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

Zusammenfassung

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

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

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