

R. D'OVIDIO, P. MARCHI, S. MASCI, L. VISONÀ (*)

EVOLUZIONE E CARIOTIPO NEL GENERE *RANUNCULUS* L.

Riassunto — Secondo alcune ipotesi esisterebbe un rapporto tra simmetria del cariotipo e stato di progressione evolutiva raggiunto dalla specie che lo presenta.

Una prima serie di dati relativi a 35 specie sembra confermare che in *Ranunculus* esista un collegamento tra progressione evolutiva e simmetria del cariotipo.

Per quanto riguarda il cariotipo si segnala inoltre la scarsa «predittività» dei gruppi informali di specie *Rhizomatosi* e *Annui* (DAVIS, 1960) e l'alta predittività delle Sezioni *Echinella* DC., *Thora* DC. e della Sottosezione *Epirotas* Prantl.

Abstract — *Evolution and karyotype in Ranunculus*. According to several cytotaxonomists degrees of karyotype asymmetry and species evolution are somehow connected.

A first set of observations made on 35 species of *Ranunculus* altogether confirm such connection.

Moreover it appears that, as regarded to the karyotype, the predictive value of Davis's informal groupings *Rhizomatosi* and *Annui* is low, while the predictive value of Sect. *Echinella* DC., Sect. *Thora* DC. and of Subsect. *Epirotas* Prantl is high.

Key words — Caryology - *Ranunculus* - Phylogeny.

Il genere *Ranunculus* è un antico genere di piante erbacee, diffuso nelle zone temperate e fredde dell'emisfero artico e antartico. Esso comprende circa 240 specie (GOEPFERT, 1974) e presenta una notevole variabilità ecologica; le specie di questo genere occupano infatti ambienti acquatici, palustri, delle praterie, dei sottoboschi, delle rupi e delle coltivazioni.

TUTIN (1964), in «Flora Europea» riporta 122 specie di *Ranunculus*; PIGNATTI (1982) elenca per l'Italia 82 specie ripartite nel sottoge-

(*) Dipartimento di Biologia Vegetale, Università «La Sapienza», Roma.

nere terrestre *Ranunculus* (73 specie) e nel sottogenere acquatico *Batrachium* (9 specie).

Tra le classificazioni infrageneriche è stata presa in particolare considerazione quella di DAVIS (1960). Davis distribuisce in base a caratteri morfo-ecologici le specie turche del sottogenere *Ranunculus* in cinque gruppi naturali informali (*Praemorsi*, *Rhizomatosi*, *Grumosi*, *Lancifolii* e *Annui*) e propone per essi una «progressione evolutiva». I *Praemorsi* presentano il maggior numero di caratteri primitivi; ciascuno degli altri gruppi si sarebbe differenziato da essi in seguito a una serie di specializzazioni.

A. Nei *Rhizomatosi* il rizoma è diventato perenne e quindi grandemente sviluppato; le foglie da trilobe o palmate tendono a diventare pennate anche per picciolettatura del segmento mediano; il dimorfismo tra le foglie della rosetta basale e quelle cauline si accentua; l'ambiente preferenziale tende a passare da quello mesofitico dei prati e dei pascoli alpini a quello dei territori boscosi e sassosi.

B. Nei *Grumosi* l'apparato radicale si differenzia in elementi specializzati per la funzione di riserva dei materiali nutritizi e elementi per le funzioni di ancoraggio e di assorbimento; gli acheni impiccioliscono e diventano da trinervi a uninervi per adattamento alla dispersione.

C. I *Lancifolii* si sono evoluti per poliploidia; adattamento alla vita semiacquatica; trasformazione delle foglie da ternato-palmatilobe a intere trinervi.

D. Gli *Annui* deriverebbero da forme moderne di *Praemorsi* per accorciamento del ciclo vitale; per un complesso adattamento degli acheni alla dispersione (che ne permette anche la riduzione del numero); per adattamento agli ambienti aperti come sono soprattutto quelli creati dall'uomo.

Alcuni autori ritengono che il grado di evoluzione di una specie sia correlato col grado di simmetria del suo cariotipo.

Il primo ad introdurre il concetto di simmetria in citotassonomia è stato LEVITSKI (1931), il quale, dopo aver definito il cariotipo di specie appartenenti alla tribù delle Helleboreae, concluse che le specie che presentavano caratteri primitivi avevano cromosomi con bracci della stessa lunghezza, mentre le specie con caratteri evoluti presentavano cromosomi con bracci di diversa grandezza (fino a diventare cefalobrachiati). Secondo LEVITSKI quindi il grado di simmetria di un cariotipo è determinato dalla posizione del centromero.

STEBBINS (1950) estende il concetto di simmetria per compren-

dere anche quei cariotipi nei quali i diversi cromosomi dell'assetto si presentano di uguale grandezza. Per STEBBINS quindi il grado di simmetria del cariotipo è la risultante di due componenti: 1. posizione del centromero, 2. grandezza relativa dei cromosomi dell'assetto. Un cariotipo è quindi simmetrico quando presenta cromosomi delle stesse dimensioni e posizione mediana o submediana del centromero, mentre un cariotipo è asimmetrico quando presenta cromosomi di diversa lunghezza con centromero subterminale o terminale. Da notare che queste due tendenze possono progredire indipendentemente una dall'altra.

STEBBINS (1971) riporta numerosi casi nei quali il grado di differenziazione del fenotipo e il grado di adattamento ambientale risultano entrambi positivamente collegati al grado di asimmetria cariotipica. I casi sono circostanziatamente descritti e in particolare ricordiamo gli esempi tratti da *Crepis*, da altri generi delle *Cicorieae*, da *Aegilops* e quello presentato dall'ordine monotipico delle *Welwitschiales* costituito da un'unica specie di Gimnosperma arcaica e braditelica la quale con i suoi enormi cotiledoni (le uniche foglie di cui dispone) e il suo adattamento alle condizioni estreme dei deserti dell'Africa del S.O., è considerata una delle piante più specializzate che esistono.

Per spiegare questa correlazione STEBBINS ha formulato (l.c.) l'ipotesi detta «del raggruppamento dei geni associati» dove si suppone che l'asimmetria possa essere un meccanismo che, come l'apomissia e la poliploidia, riduce la ricombinazione genica diminuendo in tal modo la possibilità di scomporre le combinazioni geniche che assicurano gli adattamenti.

D'altra parte JONES (1978) sostiene che non sembra possibile indicare una direzione di evoluzione del cariotipo valida in tutti i casi poiché questa dipende dallo stadio evolutivo in cui si trova il gruppo di specie o di generi al momento dell'osservazione. Quando un cariotipo ha raggiunto la massima asimmetria raggiungibile, le mutazioni cromosomiche, che comunque continuano ad avvenire, non possono che riportare il cariotipo nel senso della simmetria; quindi la direzione evolutiva potrà essere stabilita da caso a caso soltanto correlando i caratteri del cariotipo con quelli del fenotipo. JONES (l.c.) porta l'esempio di *Cymbispatha* (*Commelinaceae*) nel quale le specie con caratteri più evoluti presentano un cariotipo più simmetrico rispetto a quelle con caratteri meno evoluti.

Scopo della nostra indagine è quello di vedere se nel sottogene-

re *Ranunculus* esista una correlazione fra conformazione cariotipica e «progressione evolutiva».

Per questa verifica sono state esaminate 35 specie di *Ranunculus*, 92 popolazioni, 155 individui per un totale di 416 piastre misurate (Tab. 1). I dati che presentiamo si avvalgono in parte anche di quelli ottenuti da CALZOLETTI (1974), FABRIZI (1976), MIHO (1985) e RESINI (1981).

Le piastre cromosomiche analizzate sono state ottenute da apici radicali pretrattati in colchicina allo 0.4% o in soluzione satura di ossichinolina, colorati e schiacciati secondo la tecnica classica di HEITZ, microfotografate e stampate a 2000 x. Le misure cromosomiche sono state quindi rilevate ed elaborate mediante un computer Apple IIe munito di tavoletta grafica secondo un programma derivato da quello di Mc GURK e RIVLING (1983).

Il grado di simmetria del cariotipo in ciascuna specie è stato determinato usando due indici (GREILHUBER e SPETA, 1976): l'indice «REC» di rassomiglianza cromosomica e l'indice «Syi» di simmetria [REC = rec medio e rec = $(t_n : t_1) \times 100$, Syi = (S medio: L medio) $\times 100$; n = cromosoma nr. 2, 3, 4, etc. in ordine di lunghezza decrescente, t = lunghezza totale del cromosoma, S = lunghezza del braccio corto, L = lunghezza del braccio lungo].

Combinando questi due indici si può rappresentare il cariotipo di ciascuna specie con un punto in un piano che chiamiamo «piano degli indici» (Figg. 1 e 2). Alle unità di REC e di Syi abbiamo attribuito lo stesso valore. La simmetria totale del cariotipo è misurata dalla distanza del punto dall'origine degli assi.

Mettendo a confronto le distanze medie (Fig. 3) dei gruppi di Davis dall'origine degli assi del piano degli indici, non sono evidenti differenze di simmetria tra i gruppi dei *Praemorsi* dei *Rhizomatosi* e dei *Grumosi*. Esisterebbe invece una differenza, anche se non sufficientemente significativa, tra *Annui* e *Lancifolii* da un lato e i rimanenti gruppi dall'altro.

I punti corrispondenti ai cariotipi delle specie degli *Annui* e dei *Lancifolii* risultano inoltre mediamente più vicini all'origine degli assi e quindi più asimmetrici rispetto a quelli dei rimanenti gruppi; questo sembra confermare che nel genere *Ranunculus* la «progressione evolutiva» conduce verso una minor simmetria del cariotipo. Purtroppo il numero di specie di *Lancifolii* esaminate e il piccolo numero di piastre ottenute per alcune specie è tale da non permettere ancora deduzioni molto attendibili dal confronto tra gruppi.

TABELLA 1

Gruppo	Sezione/Specie	N. base (X)	Grado di ploidia	Lunghezza del genoma (μ)	Popolazioni	Individui	Piastre	SYi	REC
Praemorsi	Ranunculus								
	<i>R. velutinus</i>	7	2X	41.59	4	6	10	55.64	63.93
	<i>R. lanuginosus</i>	7	4X	36.23	3	4	8	56.19	68.04
	<i>R. acris</i>	7	2X	33.24	3	4	12	59.59	64.21
	<i>R. thomasii</i>	8	2X	37.70	3	5	28	41.26	84.10
	<i>R. repens</i>	8	4X	32.27	1	2	8	37.54	81.15
	<i>R. adscendens</i>	8	2X	46.00	1	4	7	41.03	86.50
	<i>R. bulbosus</i>	8	2X	35.55	3	4	10	35.82	86.00
Rhizomatosi	Ranunculus								
	<i>R. serbicus</i>	7	4X	29.41	1	1	6	54.25	68.65
	<i>R. brutius</i>	8	2X	32.72	1	3	6	46.59	65.07
	<i>R. montanus</i>	8	4X	37.92	2	2	8	48.12	84.54
	<i>R. venetus</i>	8	4X	34.72	1	2	3	47.46	84.94
	<i>R. oreophilus</i>	8	2X	35.52	3	6	18	46.20	85.32
	<i>R. aduncus</i>	8	2X	32.80	1	3	14	37.71	71.76
	<i>R. pollinensis</i>	8	4X	35.52	7	7	11	49.83	85.51
	<i>R. apenninus</i>	8	2X	32.00	2	3	12	50.75	82.36
	Thora								
<i>R. thora</i>	8	2X	28.58	2	2	7	56.58	68.36	
<i>R. brevifolius</i>	8	2X	28.81	1	1	3	57.89	65.79	
Grumosi	Ranunculastrum								
	<i>R. nonspeliacus</i>	8	4X	33.19	2	4	12	51.65	70.43
	<i>R. illyricus</i>	8	2X	34.25	2	2	4	52.31	77.51
	<i>R. paludosus</i>	8	4X	28.46	2	3	7	51.94	83.69
	<i>R. millefoliatus</i>	8	2X	42.04	4	4	10	49.56	82.38
	<i>R. garganicus</i>	8	2X	36.18	3	5	17	47.73	79.14

Segue: TABELLA 1

Gruppo	Sezione/Specie	N. base (X)	Grado di ploidia	Lunghezza del genoma (μ)	Popolazioni	Individui	Piastre	SYi	REC
	Physophyllum								
	R. bullatus	8	2X	29.09	1	1	2	52.94	74.89
Lancifolii	Flammula	8	4X	28.27	1	1	1	54.38	63.92
	R. ophioglossifolius	8	2X	33.38	1	1	7	47.87	63.76
Annui	Ranunculus								
	R. sardous	8	2X	26.49	1	1	6	48.43	79.85
	R. muricatus	8	6X	32.05	1	1	6	41.20	76.04
	Echinella								
	R. arvensis	8	4X	31.29	1	2	8	49.08	58.93
	R. parviflorus	7	4X	32.97	1	2	7	50.16	55.17
	Hecatonia								
	R. scleratus	8	4X	18.65	1	1	6	59.09	67.62
Le seguenti non sono comprese nei gruppi di Davis:									
	Ranucella								
	R. gramineus	8	2X	37.48	2	2	6	54.45	70.30
	Leucoranunculus								
	R. alpestris	8	2X	37.16	1	1	7	59.45	66.15
	Aconitifolii								
	R. platanifolius	8	2X	29.49	2	3	13	60.92	66.21
	Ficaria								
	R. calthifolius	8	2X	43.09	2	6	8	47.80	69.58
	Auricomus								
	R. auricomus	8	5X	26.70	14	31	63	61.15	70.85
	»	8	4X	23.75	6	13	32	61.12	71.15
	»	8	6X	22.80	3	5	12	61.59	69.30
	»	8	7X	22.80	2	7	11	61.63	69.09

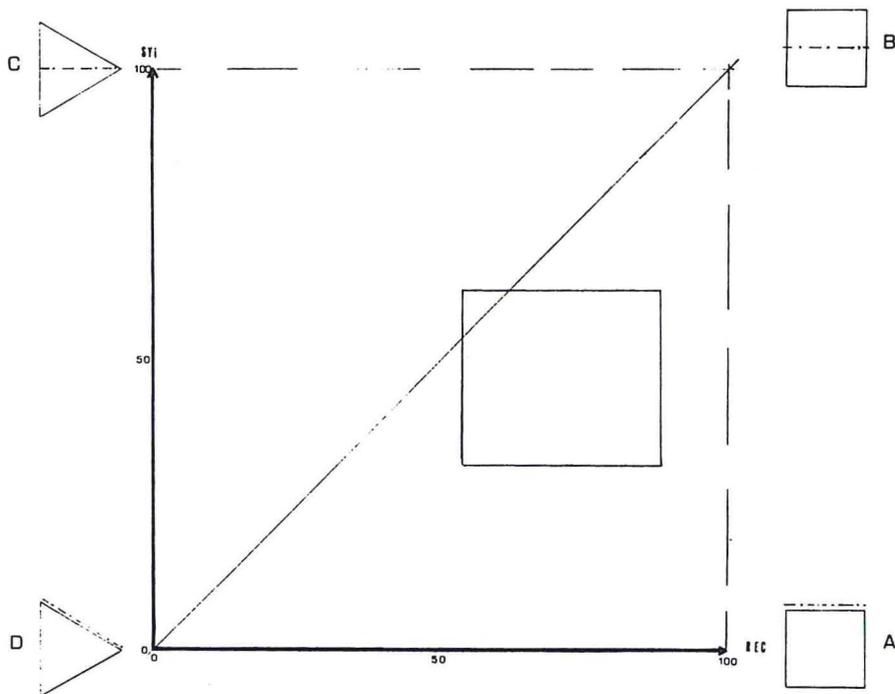


Fig. 1 - Piano degli indici. - A, B, C, D, situazioni estreme. - Le figure geometriche agli angoli rappresentano le variazioni delle dimensioni cromosomiche, la linea tratto punto rappresenta la posizione del centromero. Il rettangolo rappresenta la zona dove cadono i valori delle specie esaminate. N.B. La presente rappresentazione dei cariotipi astrae completamente da dati quantitativi. La distanza dei punti all'origine degli assi misura il grado di asimmetria del cariotipo della entità rappresentata nel punto.

D'altra parte abbiamo analizzato anche alcune specie estranee alla Flora Turca e quindi non incluse nei gruppi da DAVIS.

La posizione delle specie nel piano degli indici ci porta comunque ad alcune interessanti considerazioni:

1. Le quattro specie di *Ranunculus* a numero base 7 esaminate nel corso di questa indagine appartengono al gruppo dei *Praemorsini* (3 sp.) e al gruppo dei *Rhizomatosi* (1 sp.). Esse occupano una posizione nel piano degli indici diversa da quella dei *Praemorsini* a numero base 8 e la loro distanza media dall'origine è più simile a quella dei *Lancifolii* e degli *Annui*. Ciò non è in contrasto con quanto sostenuto da GREGORY (1941) sulla derivazione del numero base 7 dal numero base 8 in *Ranunculus*.

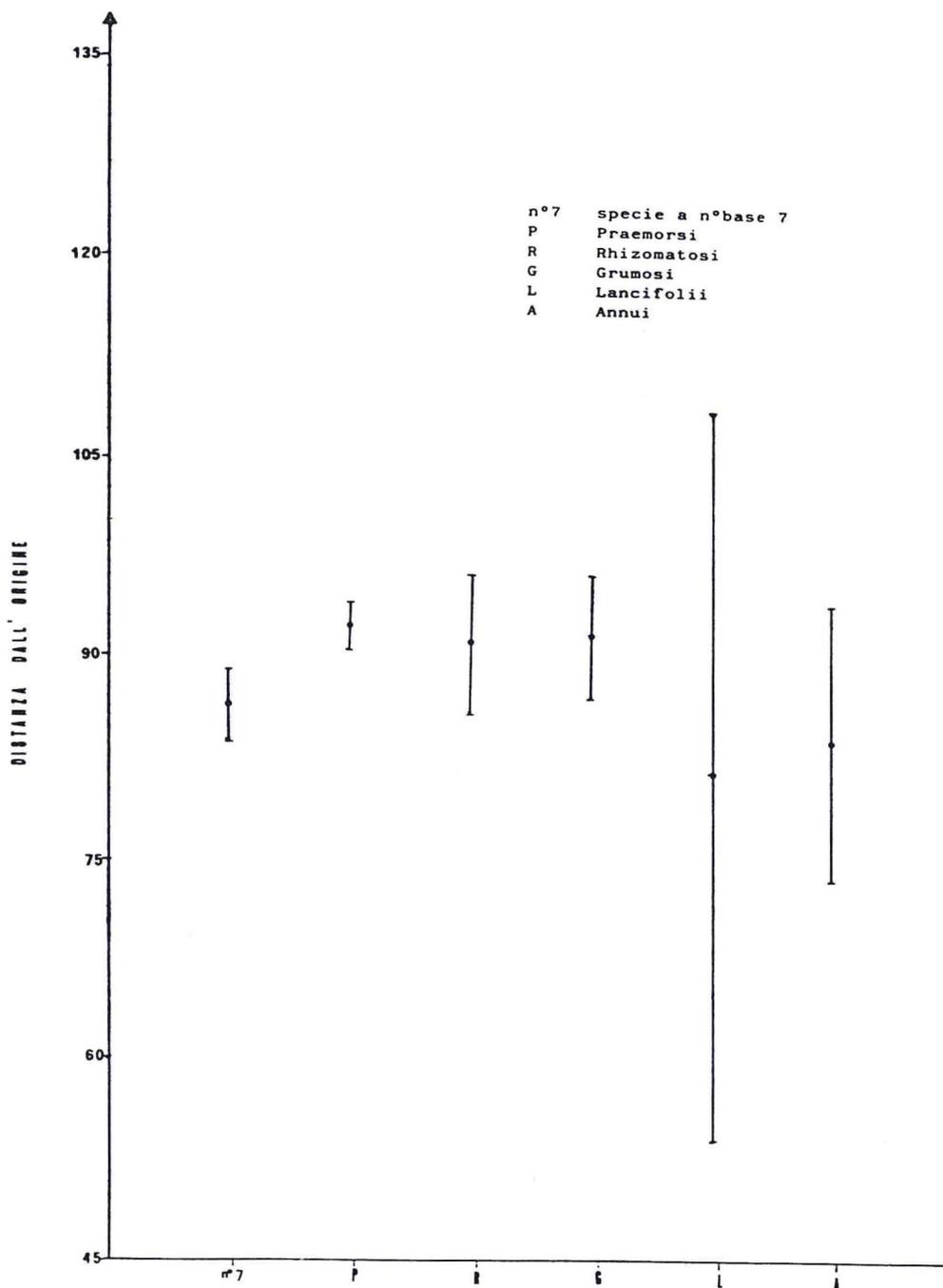


Fig. 3

2. Il gruppo dei *Grumosi* presenta un'ampia escursione dell'indice REC e la porzione di piano da loro occupata può essere separata in due aree distinte corrispondenti alle sezioni *Pterocarpa* e *Xiphocoma* proposte da OVCZINNIKOV (1937).

3. Le specie appartenenti ai gruppi *Rhizomatosi* e *Annui* sono disperse in un'area del piano degli indici relativamente ampia. Questo potrebbe indicare che i gruppi sono artificiali e suscettibili di essere arrangiati diversamente.

4. La distribuzione dei punti nel piano degli indici sembra invece confermare la validità, come unità tassonomiche naturali, delle sezioni *Echinella* DC. (1824) [*R. arvensis*, *R. parviflorus*], *Thora* DC. (1824) [*R. thora*, *R. brevifolius*] e della Sottosezione *Epirotas* Prantl (1888) [*R. sceleratus*, *R. alpesis*, *R. auricomus*].

Esse «predicono» infatti la ridotta dispersione nel piano degli indici dei punti che rappresentano le specie che le compongono.

BIBLIOGRAFIA

- CALZOLETTI P. (1974) - Analisi cariotipica comparata di *Ranunculus acris* L., *R. velutinus* Ten., *R. bulbosus* L., *R. lanuginosus* L., *R. serbicus* Vis.. Tesi di Laurea, Università «La Sapienza», Roma.
- DAVIS P.H. (1960) - Materials for a Flora of Turkey: IV. Ranunculaceae II. *Notes R. Bot. Gdn Edinb.*, **23**, 101-161.
- FABRIZI D. (1976) - Studio dei cromosomi B in *Ranunculus bulbosus* L. (Ranunculaceae). Tesi di Laurea, Università «La Sapienza», Roma.
- GOEFFERT D. (1974) - Karyotype and DNA content in species of *Ranunculus* L. and related genera. *Bot. Notisier*, **127**, 464-489.
- GREILHUBER J., SPETA F. (1976) - C banded karyotypes in the *Scilla hohenackeri* Group, *S. Persica* and *Puschkinia* (Liliaceae). *Plant Syst. Evol.*, **126**, 149-188.
- GREGORY W.C. (1941) - Phylogenetic and cytological studies in the Ranunculaceae Jusieu. *Trans. A. Phil. Soc.*, **31**, 443-521.
- JONES K. (1978) - Aspects of Chromosome Evolution in Higher Plants. In: Woolhouse H.W.. *Adv. Bot. Res.*, **6**, 119-194.
- LEVITSKI G.A. (1931) - The Karyotype in systematics. *Bull. Appl. Bot. Genet. Plant Breed.*, **27**, 220-240.
- MC GURK J., RIVLIN K. (1983) - A basic computer program for chromosome measurement and analysis. *Jour. Hered.*, **74**, 304.
- MIHO A. (1985) - Variabilità cariotipica in *Ranunculus auricomus* L. s.l.. Tesi di Laurea, Università «La Sapienza», Roma.
- OVCZINNIKOV P.N. (1937) - *Ranunculus*. In: Komarov P.M. (ed.). *Flora U.R.S.S.* 1. Leningrado.

- PIGNATTI S. (1982) - Flora d'Italia. Bologna.
- PRANTL K. (1888) - Beitrage zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. *Engl. Jahrb. Syst.*, **9**, 263-268.
- RESINI A.M. (1981) - Caratterizzazione cariologica e morfologica di *Ranunculus millefoliatus* e di *R. garganicus*. Tesi di Laurea, Università «La Sapienza», Roma.
- STEBBINS G.L. (1950) - Variation and Evolution in Plants. New York and London.
- STEBBINS G.L. (1971) - Chromosomal Evolution in Higher Plants. London.
- TUTIN T.G. (1964) - *Ranunculus*. In: Tutin T.G. et al. (Eds.). *Flora Europaea* 1. Cambridge.

(*ms. pres. il 29 maggio; ult. bozze il 30 dicembre 1985*)

