

# Die Ranunculaceae der Flora von Zentraleuropa: Familie Ranunculaceae <sup>1</sup>

A. L. De JUSSIEU 1789, Gen. Pl.: 231, nom. cons. – Hahnenfußgewächse

JOACHIM W. KADEREIT, Institut für Organismische und Molekulare Evolutionsbiologie,  
Johannes Gutenberg-Universität Mainz, 55099 Mainz, e-mail: [kadereit@uni-mainz.de](mailto:kadereit@uni-mainz.de)

VOLKER MELZHEIMER, Pflingstweide 37, 35043 Marburg, e-mail: [vmelzheimer@web.de](mailto:vmelzheimer@web.de)

---

## Ranunculaceae

A. L. De JUSSIEU 1789, Gen. Pl.: 231, nom. cons. – Hahnenfußgewächse

## Literatur

**Systematik, Phylogenie, Fossilien:** ADANSON, M. 1763: Familles des plantes 2. Paris. – ANDERSON, C. L., BREMER, K. & E. M. FRIIS 2005. Dating phylogenetically basal eudicots using rbcL sequences and multiple fossil reference points. *Amer. J. Bot.* **92**: 1737–1748. – APG ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP 2016: An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn Soc.* **181**: 1–20. – BAILLON, H. 1864: Mémoire sur la famille de Renonculacées. *Adansonia* **4**: 1–57. – BAILLON, H. 1867: Histoire des plantes. **1**. Monographie des Renonculacées. Paris. – BELL, C. D., SOLTIS, D. E. & P. S. SOLTIS 2010: The age and diversification of the angiosperms re-revisited. *Amer. J. Bot.* **97**: 1296–1303. – BITTER, G. & O. KIRCHNER 1917: Ranunculaceae (nur die allgemeine Einleitung erschienen). In KIRCHNER, O., LOEW, E & C. SCHRÖTER 1917: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. **2** (3): 73–96. Stuttgart. – CANDOLLE, A. P. DE 1824: Prodrômus systematis naturalis regni vegetabilis. **1**. Paris. – COSSARD, G., SANNIER, J., SAUQUET, H., DAMERVAL, C., RONSE DE CRAENE, L., JABBOUR, F. & S. NADOT 2016: Subfamilial and tribal relationships of Ranunculaceae: evidence from eight molecular markers. *Plant Syst. Evol.* **302**: 419–431. – DUNCAN, T. & C. S. KEENER 1991: A classification of the Ranunculaceae with special reference to the western Hemisphere. *Phytologia* **70**: 24–27. – EHRENDORFER, F. & R. SAMUEL 2001: Contribution to a molecular phylogeny and systematics of *Anemone* and related genera (Ranunculaceae – Anemoninae). *Acta Phytotax. Sin.* **39**: 293–307. – EMADZADE K., LEHNEBACH C., LOCKHART P. & E. HÖRANDL 2010: A molecular phylogeny, morphology and classification of genera of Ranunculeae (Ranunculaceae). *Taxon* **59**: 809–828. – FISCHER, M.A. (Hrsg.) 2005: Exkursionsflora von Österreich. 2. Aufl. Stuttgart und Wien. – FRIIS, E. M., CRANE, P. R. & K. R. PEDERSEN 2011: Early flowers and angiosperm evolution. Cambridge: Cambridge University Press. – GRAEBNER, P. & P. GRAEBNER (fil.) 1923–1935: Synopsis der mitteleuropäischen Flora, Ranunculaceae (ohne die Gattungen *Thalictrum*,

---

<sup>1</sup> Zitierempfehlung: Kadereit, J.W. & V. Melzheimer 2021: Die Ranunculaceae der Flora von Zentraleuropa: Familie Ranunculaceae. – Publiziert unter <http://www.flora-deutschlands.de/ranunculaceae.html>

*Adonis* und Teile von *Ranunculus*). **V, 2:** 546–811, **V, 3:** 1–98. Leipzig. – HARLEY, J. L. & E. L. HARLEY 1987: A check-list of mycorrhiza in the British flora. *New Phytol.* [Suppl.] **105:** 1–102. – HIEPKO, P. (Ed.) 1995: Die natürlichen Pflanzenfamilien. **17 a IV;** Ordnung Ranunculales, Fam. Ranunculaceae. 2. Aufl. Berlin: Duncker & Humblot. – HÖRANDL, E., PAUN, O., JOHANSSON, J. T., LEHNEBACH, C., ARMSTRONG, T., CHEN, L. & P. LOCKHART 2005: Phylogenetic relationships and evolutionary traits in *Ranunculus* s. l. (Ranunculaceae) inferred from ITS sequence analysis. *Mol. Phyl. Evol.* **36:** 305–327. – HOOT, S. B. 1991: Phylogeny of the Ranunculaceae based on epidermal microcharacters and macromorphology. *Syst. Bot.* **16:** 741–755. – HOOT, S. B. 1995: Phylogeny of the Ranunculaceae based on preliminary atpB, rbcL and 18S nuclear ribosomal DNA sequence data. *Pl. Syst. Evol.* [Suppl.] **9:** 241–251. – HOOT S. B., REZNICEK A. A. & PALMER J. D. 1994: Phylogenetic relationships in *Anemone* (Ranunculaceae) based on morphology and chloroplast DNA. *Syst. Bot.* **19:** 169–200. – HOOT S. B., MEYER K. M. & MANNING J. C. 2012: Phylogeny and reclassification of *Anemone* (Ranunculaceae), with an emphasis on austral species. *Syst. Bot.* **37:** 139–152. – HUTCHINSON, J. 1959: The families of flowering plants, 2. Aufl. 1. Dicotyledons. Oxford. – JABBOUR F. & S. S. RENNER 2011: *Consolida* and *Aconitella* are an annual clade of *Delphinium* (Ranunculaceae) that diversified in the Mediterranean basin and the Irano-Turanian region. *Taxon* **60:** 1029–1040. – JABBOUR F. & S. S. RENNER 2012: A phylogeny of Delphinieae (Ranunculaceae) shows that *Aconitum* is nested within *Delphinium* and that Late Miocene transitions to long life cycles in the Himalayas and Southwest China coincide with bursts in diversification. *Mol. Phyl. Evol.* **62:** 928–942. – JÄGER E. J. (Ed.) 2011: Rothmaler - Exkursionsflora von Deutschland, Gefäßpflanzen: Grundband, ed. 20. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag. – JALAS, J. & J. SUOMINEN 1989: Atlas florae europaeae, **8:** Nymphaeaceae to Ranunculaceae. Helsinki. – JANCHEN, E. 1949: Die systematische Gliederung der Ranunculaceen und Berberidaceen. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl.* **108:** 1–82. – JANCHEN, E. 1958: Catalogus florae Austriae, Ranunculaceae. **1:** 178–204. Wien. – JENSEN, U. 1967: Serologische Beiträge zur Frage der Verwandtschaft zwischen Ranunculaceen und Papaveraceen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **79:** 407–412; 1968: Serologische Beiträge zur Systematik der Ranunculaceae. Teil I. u. II., *Bot. Jahrb. Syst.* **88:** 204–310. – JENSEN, U., HOOT, S. B., JOHANSSON, J. T. & K. KOSUGE 1995: Systematics and phylogeny of the Ranunculaceae – a revised family concept on the basis of molecular data. *Pl. Syst. Evol.* [Suppl.] **9:** 273–280. – JOHANSSON, J. T. 1995: A revised chloroplast DNA phylogeny of the Ranunculaceae. *Pl. Syst. Evol.* [Suppl.] **9:** 253–261. – KADEREIT, J. W., ALBACH, D.C., EHRENDORFER, F., GALBANY-CASALS, M., GARCIA-JACAS, N., GEHRKE, B., KADEREIT, G., KILIAN, N., KLEIN, J. T., KOCH, M. A., KROPF, M., OBERPRIELER, C., PIRIE, M. D., RITZ, C. M., RÖSER, M., SPALIK, K., SUSANNA, A., WEIGEND, M., WELK, E., WESCHE, K., ZHANG, L. B., DILLENBERGER, M. S. 2016: Which changes are needed to render all genera of the German flora monophyletic? *Willdenowia* **46:** 39–91. – KOSUGE, K. 1994: Petal evolution in Ranunculaceae. *Pl. Syst. Evol.* [Suppl.] **8:** 185–191. – LEPPIK, E. E. 1970: Floral evolution in the Ranunculaceae 2. A brief retrospect and additional literature. *Plant introduction investigation paper* **19:** 102–114. – LIU, H., HE, J., DING, C., LYU, R., PEI, L., CHENG, J. & L. XIE 2018: Comparative analysis of complete chloroplast genomes of *Anemone*, *Pulsatilla*, and *Hepatica* revealing structural variations among genera in tribe Anemoneae (Ranunculaceae). *Front. Plant Sci.* **9:** 1097. – LOCONTE, H., CAMPBELL, L. M. & D. W. STEVENSON 1995: Ordinal and familial relationships of Ranunculid genera. *Pl. Syst. Evol.* [Suppl.] **9:** 99–118. – MOSYAKIN, S. L. 2016: Nomenclatural notes on North American taxa of *Anemonastrum* and *Pulsatilla* (Ranunculaceae), with comments on the circumscription of *Anemone* and related genera. *Phytoneuron* **79:** 1–12. – OXELMAN, B. & M. LIDÉN 1995: The position of *Circaeaster* – evidence from nuclear ribosomal DNA. *Pl. Syst. Evol.* [Suppl.] **9:** 189–193. – PAUN, O., LEHNEBACH, C., JOHANSSON, J. T., LOCKHART, P. & E. HÖRANDL 2005: Phylogenetic relationships and biogeography of *Ranunculus* and allied genera (Ranunculaceae) in the Mediterranean region and in the European alpine System. *Taxon* **54:** 911–930. – PEKKARINEN, A. 1979: Morphometric, colour and enzyme variation in

bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) in Fennoscandia and Denmark. *Acta Zool. Fenn.* **158**: 1–60. – PIGG, K. B. & M. L. DEVORE 2005: *Palaeoactaea* gen. nov. (Ranunculaceae) fruits from the Paleogene of North Dakota and the London Clay. *Amer. J. Bot.* **92**: 1650–1659. – PRANTL, K. 1887: Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. *Bot. Jahrb. Syst.* **9**: 225–273. – PRANTL, K. 1888: Ranunculaceae. In ENGLER-PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien **III**, **2**. Abt.: 43–66. Leipzig: Engelmann. – RASSNER, E. 1931: Primitive und abgeleitete Merkmale im Blütenbau einiger Ranunculaceen. *Diss. Marburg, und Planta* **15**: 192–243. – REN, Y. & Z. HU 1995: The morphology of the vegetative organs of *Circaeaster agrestis* (Ranunculaceae) and its taxonomic significance. *Cathaya* **7**: 177–186. – RO, K.-E., KEENER, C. S. & B. A. MCPHERON 1997: Molecular phylogenetic study of the Ranunculaceae: Utility of the nuclear 26S ribosomal DNA in inferring intrafamilial relationships. *Mol. Phyl. Evol.* **8**: 117–127. – RODRÍGUEZ DE LA ROSA, R. A., CEVALLOS-FERRIZ, S. R. S. & A. SILVA-PINEDA 1998: Paleobiological implications of Campanian coprolites. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **142**: 231–254. – STEVENS, P. F. 2001 onwards: Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since] – SUN, G., DILCHER, D. L., WANG, H. & Z. CHEN 2011: A eudicot from the early Cretaceous. *Nature* **471**: 625–628. – TAMURA, M. 1962: Taxonomical and phylogenetical consideration of the Ranunculaceae (Jap.). *Acta Phytotax. Geobot.* **20**: 1–81. – TAMURA, M. 1965: Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae IV. *Sci. Rep. Osaka Univ.* **14**: 53–71; 1972: Morphology and phyletic relationship of the Glaucidiaceae. *Bot. Mag. (Tokyo)* **85**: 29–41; 1990: A new classification of the family Ranunculaceae I. *Acta Phytotax. Geobot.* **41**: 93–101; 1993: Ranunculaceae. In: KUBITZKI, K. (Ed.): Families and genera of vascular plants. Vol. **2**: 563–583. Berlin: Springer; 1995 a: Phylogeny and classification of the Ranunculaceae. *Pl. Syst. Evol. [Suppl.]* **9**: 201–206; 1995 b: (Ranunculaceae) General and systematic Part. In: HIEPKO, P. (Ed.) 1995: Die natürlichen Pflanzenfamilien. **17 a IV**, Ordnung Ranunculales, Fam. Ranunculaceae. 2. Aufl. Berlin: Duncker & Humblot. – TSUKAYA, H. 1995: The genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis* and its relevance to the development of biodiversity. In: ARAI, R., KATO, M. & Y. DOI (Eds.) 1995: Biodiversity and Evolution. Tokyo: National Science Mus. Foundation. – TUTIN, T.G. et al 1993: *Flora Europaea*, 2. Ed. Cambridge/USA: University Press. – WANG, W., LU, A.-M., REN, Y., ENDRESS, M. E. & Z.-D. CHEN 2009: Phylogeny and classification of Ranunculales: Evidence from four molecular loci and morphological data. *Perspect. Plant Ecol.* **11**: 81–110. – WANG, W., LIU, Y., YU, S.-X., GAO, T.G. & Z.D. CHEN 2013: *Gymnaconitum*, a new genus of Ranunculaceae endemic to the Qinghai-Tibetan Plateau. *Taxon* **62**: 713–722. – WANG, W., LIN, L., XIANG, X.-G., ORTIZ, R., LIU, Y., XIANG, K.-L., YU, S.-X., XING, Y.-W. & Z.D. CHEN 2016: The rise of angiosperm-dominated herbaceous floras: Insights from Ranunculaceae. *Sci. Rep.* **6**: 27259. – WU, C.-Y. & K. KUBITZKI 1993: Circaeasteraceae. In: KUBITZKI, K. (Ed.): Families and genera of vascular plants. Vol. **2**: 288–289. Berlin: Springer. – ZIMAN, S.N. 1982: Botanical and geographical analysis of the family Ranunculaceae Juss. *Ukr. Bot. Z.* **39**: 1–11. – ZIMAN, S. N. & C. S. KEENER 1989: A geographical analysis of the family Ranunculaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **76**: 1012–1049. – ZIMMERMANN, W. 1964: Wie entstehen neue Organe? *Die Natur* **10**: 100–106; 1965: Ranunculaceae, Einführung in die Familie. In: HEGI, G. 1965–1974: *Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Nymphaeales bis Ranunculales.* **III/3**: 53–75. München: C. Hanser.

**Morphologie, Anatomie, Bestäubung:** BITTER, G. 1897: Vergleichende morphologische Untersuchungen über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen. *Flora* **83**: 223–303. – BUSSE, A. 1914: Vergleichende Untersuchungen der Blumen-, Kelch- und Laubblätter der Ranunculaceen. *Diss. Kiel.* – CARLQUIST, S. 1995: Wood and bark anatomy of Ranunculaceae (including *Hydrastis*) and Glaucidiaceae. *Aliso* **14**: 65–84. – COEN, E. S. & E. M. MEYEROWITZ 1991: The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* **353**: 31–37. – DAFNI, A., BERNHARDT, P., SHMIDA, A., IVRY, Y., GREENBAUM, S., O'TOOLE, C. & L. LOSITO 1990: Red bowl-shaped flowers:

convergence for beetle pollination in the Mediterranean region. *Israel J. Bot.* **39**: 81–92. – EICHLER, A.W. 1878: Blüthendiagramme construiert und erläutert. 2. Theil, enthaltend die apetalen und choripetalen Dicotylen. Leipzig: Engelmann. – ERBAR, C., KUSMA, S. & P. LEINS 1998: Development and interpretation of nectary organs in Ranunculaceae. *Flora* **194**: 317–332. – ETZELARAB, G. E. & K. J. DORMER 1963: The organization of the primary vascular system in Ranunculaceae. *Ann. Bot. N. S.* **27**: 23–38. – FAEGRI, K. & L. VANDER PIJL 2016: Principles of pollination ecology, Ed. 3. Pergamon: Oxford. – FÖRSTER, P. 1997: Die Keimpflanzen der Tribus Ranunculeae DC. und der Tribus Adonideae KUNTH (Ranunculaceae). *Flora* **192**: 133–142. – FÖRSTER P. 1999: Seedling morphology in the tribus Anemoneae DC. (Ranunculaceae). *Flora* **194**: 49–57. – GOLUBEV, V.N. 1962: Osnovy biomorfologii travjanistych rastenij central'noj lesostepi. Voronež. – GUTTENBERG, H. v. 1961: Grundzüge der Histogenese. In *Hdb. d. Pflanzenanatomie*, 2. Aufl., **VIII** (3). Berlin. – HACCIIUS, B. 1939: Untersuchungen über die Bedeutung der Distichie für das Verständnis der zerstreuten Blattstellung bei den Dicotylen. *Bot. Arch.* **40**: 58–150. – HACCIIUS, B. 1950: Weitere Untersuchungen zum Verständnis der zerstreuten Blattstellungen bei den Dicotylen. *Sitzber. Heidelb. Akad. Wiss. Math.-Nat. Kl.* **6**: 289–337. – HAGEMANN, W. 1970: Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. *Bot. Jahrb. Syst.* **90**: 297–413. – HIEPKO, P. 1965: Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae. *Bot. Jahrb. Syst.* **84**: 359–508. – HOOT, S. B. 1991: Phylogeny of the Ranunculaceae based on epidermal microcharacters and macromorphology. *Syst. Bot.* **16**: 741–755. – HOROVITZ, A. 1976: Edaphic factors and flower colour distribution in the Anemoneae (Ranunc.). *Plant Syst. Evol.* **126**: 239–242. – JUHNKE, G. & H. WINKLER 1938: Der Balg als Grundlage des Angiospermengynaeciums, *Beitr. Biol. Pfl.* **24**: 290–324. – KOSUGE, K. & M. TAMURA 1989: Ontogenetic studies on petals of the Ranunculaceae. *Jap. J. Bot.* **64**: 65–67. – KÜRBS, S. 1973: Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Studien an Ranunculaceen-Fiederblättern. *Bot. Jahrb. Syst.* **93**: 130–167. – KUMAZAWA, M. 1932: The medullary bundle system in the Ranunculaceae and allied plants. *Bot. Mag. (Tokyo)* **46**: 327–332. – KUTSCHERA, L. 1960: Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. Frankfurt: DLG Verlag. – KUTSCHERA, L. & LICHTENEGGER, E. 1992: Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Bd. 2, Pteridophyta und Dicotyledonae (Magnoliopsida). Teil I Morphologie, Anatomie, Ökologie, Verbreitung, Soziologie, Wirtschaft. Stuttgart, Jena, New York: Fischer. – LEHMANN, N. L. & R. SATTLER 1994: Floral development and homeosis in *Actaea rubra* (Ranunculaceae). *Int. J. Plant Sci.* **155**: 658–671. – LEINFELLNER, W. 1958: Beiträge zur Kronblattmorphologie VIII. Der peltate Bau der Nektarblätter von *Ranunculus*, dargelegt an Hand von *Ranunculus pallasii* SCHLECHT. *Österr. Bot. Z.* **105**: 184–192. – LEINS, P. & K. BOECKER 1981: Entwickeln sich Staubgefäße wie Schildblätter? *Beitr. Biol. Pflanzen* **56**: 317–327. – MARESQUELLE, H.-J. 1970: Le thème évolutif des complexes d'inflorescences. Son aptitude à susciter des problèmes nouveaux. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **117**: 1-4. – MARIE, P. 1885: Recherches sur la structure des Renonculacées. *Ann. Sc. Nat.* **6**. (Sér. 20): 1–180. – MAXWELL, F. B. 1893: A comparative study of the roots of Ranunculaceae. *Bot. Gaz.* **18**: 8–16, 41–47, 97–102. – MEYER, A. 1884: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ranunculaceen. *Diss. Marburg u. Bot. Hefte (Hrsg. Wigand)* **21**: 3–50. – PARKIN, J. 1928: The glossy petal of *Ranunculus*. *Ann. Bot. (London)* **42**: 739–755. – PELLMYR, O. 1995: Pollination biology. In HIEPKO, P. (Ed.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. 17 a IV. Ordnung Ranunculales. Fam. Ranunculaceae. 2. Aufl. Berlin: Duncker & Humblot. – RASMUSSEN, D. A., KRAMER, E. M. & E. A. ZIMMER 2009: One size fits all? Molecular evidence for a commonly inherited petal identity program in Ranunculales. *Amer. J. Bot.* **96**: 96–109. – ROHWEDER, O. 1967: Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **77**: 376–432. – RONSE DE CRAENE, L. & E. F. SMETS 1995: Evolution of the androecium in the Ranunculiflorae. *Pl. Syst. Evol. [Suppl.]* **9**: 63–70. – SATTLER, R. 1988: Homeosis in plants. *Amer. J. Bot.* **75**: 1606–1617. – SCHAEPPPI, H. & K. FRANK 1962: Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Karpellgestaltung, insbesondere die Plazentation

bei Anemoneen. Bot. Jahrb. Syst. **81**: 337–357. – SCHAFFNIT, K. 1904: Über die Nektarien der Ranunculaceen, Diss. Erlangen. – SCHÖFFEL, K. 1932: Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. *Planta* **17**: 315–371. – SCHRÖDINGER, R. 1909: Der Blütenbau der zygomorphen Ranunculaceen. *Abh. Zool. Bot. Ges. Wien* **4**: 63. – SCHRÖDINGER, R. 1914: Das Laubblatt der Ranunculaceen. *Abhandl. K.K. Zool.-Bot. Ges. Wien* **8** (2): 1–72. – SMITH, G. H. 1926: Vascular anatomy of ranalian flowers, Ranunculaceae. *Bot. Gaz.* **82**: 1–29 u. 1928: **85**: 152–177. – SPRENGEL, C.K. 1793: Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin: Friedrich Vieweg. – SOZA, V. L., BRUNET, J., LISTON, A., SALLES SMITH, P. & V. S. DI STILIO 2012: Phylogenetic insights into the correlates of dioecy in meadow-rues (*Thalictrum*, Ranunculaceae). *Mol. Phyl. Evol.* **63**: 180–192. – TAMURA, M. 1962: Petiolar anatomy in the Ranunculaceae. *Sci. Rep. Osaka Univ.* **11**: 19–47; 1980: Change of phyllotaxis in *Clematis lasianдра* MAXIM. *J. Jap. Bot.* **55**: 257–265. – TRAPL, S. 1912: Morphologische Studien über den Bau und das Diagramm der Ranunculaceenblüte. *Beih. Bot. Centralbl.* **28** (Abt. 1): 247–281. – TROLL, W. 1933: Verzeichnis der mit Schild- bzw. Schlauchblättern versehenen Angiospermen. *Bot. Jahrb. Syst.* **65**: 559–596; 1937: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1. Vegetationsorgane. Berlin: Borntraeger; 1964: Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd.1 und 2. Jena: G. Fischer. – TROLL, W. & F. WEBERLING 1989: Infloreszenzuntersuchungen an monotelen Familien. Stuttgart, New York: G. Fischer. – VOGEL, S. 1993: Ranunculaceae: Pollination systems. In: KUBITZKI, K. (Ed.): Families and genera of vascular plants. **2**: 568–569. Berlin: Springer. – WASER, N. M., CHITTKA, L., PRICE, M. V., WILLIAMS, N. M. & J. OLLERTON, J. 1996: Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* **77**: 1043–1060. – WEBERLING, F. 1981: Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Stuttgart: E. Ulmer. – WIEGAND, K. M. 1894: The structure of the fruit in the order Ranunculaceae. *Proc. Amer. Microscop. Soc.* **16**: 69–100. – ZIEGLER, H. 1895: Über den Verlauf der Gefäßbündel im Stängel der Ranunculaceen, Diss. Erlangen. – ZIMMERMANN, W. & H. B. BACHMANN-SCHWEGLER 1962: Zur Morphologie und Anatomie von *Pulsatilla*: 3. Das Spaltöffnungsmuster von *Pulsatilla albana* subsp. *georgica* Zames. *Flora* **152**: 315–324.

**Pollenmorphologie:** BLACKMORE, S., STAFFORD, P. & V. PERSSON 1995: Palynology and systematics of Ranunculiflorae. *Pl. Syst. Evol. [Suppl.]* **9**: 71–82. – CLARKE, G. C. S., PUNT, W. & P. P. HOEN 1991: Ranunculaceae. Northwest European pollen flora 51. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **69**: 117–271. – ERDTMAN, G. 1952: Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm: Almqvist, Wiksell & Waltham Mass. – HESSE, M 1978: Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Angiospermensippen: Ranunculaceae, Hamamelidaceae, Platanaceae und Fagaceae. *Pl. Syst. Evol.* **130**: 13–42. – KUMAZAWA, M. 1936: Pollen grain morphology in Ranunculaceae, Lardizabalaceae and Berberidaceae. *J. Jap. Bot.* **8**: 19–46. – NOWICKE, J. W. & J. J. SKARVLA 1980: Pollen morphology: the potential influence in higher order systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **66**: 633–700; 1982: Pollen morphology and the relationships of *Circaeaster*, of *Kingdonia*, and of *Sargentodoxa* to the Ranunculales. *Amer. J. Bot.* **69**: 990–998; 1995: Pollen Morphology - In: HIEPKO, P. (Hrsg.): ENGLER, A. & K. PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien **17aIV**: 129-159. Berlin. – REILLE, M. 1992: Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord. Marseille, Lb. Bot. Hist. Palynol. 1992; Suppl. 1: 1995; Suppl. 2: 1998.

**Embryologie, Karyologie:** BAUMBERGER, H. 1971: Chromosomenzahlbestimmungen und Karyotypanalysen bei den Gattungen *Anemone*, *Hepatica* und *Pulsatilla*. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **80**: 17–95. – BHANDARI, N. N. 1966: Studies in the family Ranunculaceae IX. Embryology of *Adonis* DILL. ex LINN. *Phytomorphology* **16**: 578–587. – BOUMAN, F. & J. I. M. CALIS 1977: Integumentary shifting – a third way to unitegmy. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **90**: 15–28. – CONSENDAI, A.-C. & E. HÖRANDL 2010:

Cytotype stability, facultative apomixis and geographical parthenogenesis in *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). *Ann. Bot.* **105**: 457–470. – ENGELL, K. 1995: Embryo morphology of the Ranunculaceae. *Pl. Syst. Evol.* [Suppl.] **9**: 207–216. – GREGORY, W. C. 1941: Phylogenetic and cytological studies in the Ranunculaceae JUSS., *Trans. Am. Phil. Soc. N. S.* **31**: 443–521. – GÖPFERT, D. 1974: Karyotypes and DNA content in species of *Ranunculus* L. and related genera. *Bot. Not.* **127**: 464–489. – HEIMBURGER, M. 1959: Cytotaxonomic studies in the genus *Anemone*. *Canad. J. Bot.* **37**: 587–612. – KUMAZAWA, M. 1938: On the ovular structure in the Ranunculaceae and Berberidaceae. *J. Jap. Bot.* **14**: 10–25. – KURITA, M. 1958: Chromosome studies in Ranunculaceae 8. Karyotype and phylogeny. *Rep. Biol. Inst., Ehime Univ.* **5**: 1–14. – KURITA, M. 1960: Chromosome studies in Ranunculaceae 16. Comparison of an aspect of nucleus and chromosome between several genera. *Mem. Ehime Univ., Sect. 2, Nat. Sci. Ser. B* **4**: 53–58. – KURITA, M. 1963: Chromosome studies in Ranunculaceae 21. Karyotypes of *Myosurus* and *Adonis*. *Mem. Ehime Univ., Sect. 2, Nat. Sci. Ser. B* **4**: 487–492. – LANGLET, O. 1932: Über die Chromosomenverhältnisse und Systematik der Ranunculaceae. *Sv. Bot. Tidskr.* **26**: 381–400. – OKADA, H. & M. TAMURA 1979: Karyomorphology and relationship of the Ranunculaceae. *Jap. J. Bot.* **54**: 65–77. – STERCKX, R. 1900: Recherches anatomiques sur l'embryon et les plantules dans la famille des Renonculacées. *Mém. Soc. Roy. Sc. Liège* **3**: 1–109. – TOBE, H. 1995: (Ranunculaceae) Embryologie. In: HIEPKO, P. (Ed.) 1995: Die natürlichen Pflanzenfamilien. **17 a IV**, Ordnung Ranunculales, Fam. Ranunculaceae. 2. Aufl. Berlin: Duncker & Humblot.

**Ökologie, Samenbank:** BASKIN, C. C. & J. K. BASKIN 1998: Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. San Diego: Academic Press. – BONN, S. & P. POSCHLOD 1988: Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. Wiesbaden: Quelle & Meyer. – GRIME, J.P., HODGSON, J. G. & R. HUNT 1988: Comparative plant ecology: A functional approach to common British species. London: Unwin Hyman. – LOVETT DOUST, L. 1981: Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*): I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol.* **69**: 743–755. – MÜLLER-SCHNEIDER, P. 1977: Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel* **61**: 1–226; 1986: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel* **85**: 1–261. – POSCHLOD, P. 1993: Die Dauerhaftigkeit von generativen Diasporenbanken in Böden am Beispiel von Kalkmagerrasenpflanzen und deren Bedeutung für den botanischen Arten- und Biotopschutz. *Verh. GfÖ* **22**: 229–240. – POSCHLOD, P. & A. K. JACKEL 1993: Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von Samenpflanzen in Kalkmagerrasen. I. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporengens und der Diasporenbank auf zwei Kalkmagerrasenstandorten der Schwäbischen Alb. *Flora* **188**: 49–71. – SARUKHAN, J. 1974: Studies on plant demography: *R. repens* L., *R. bulbosus* L., and *R. acris* L. *J. Ecol.* **62**: 151–177. – SCHNEIDER, C., SUKOPP, Ü. & H. SUKOPP 1994: Biologisch-ökologische Grundlagen des Schutzes gefährdeter Segetalpflanzen. Bonn-Bad Godesberg. – STEHLIK, I. & R. HOLDEREGGER 2000: Spatial genetic structure and clonal diversity of *Anemone nemorosa* in late successional deciduous woodlands of Central Europe. *J. Ecol.* **88**: 424–435. – THOMPSON, K., BAKKER, J. & R. BEKKER 1997: The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge: University Press.

**Inhaltsstoffe:** FROHNE, D. & H. J. PFÄNDER 1997: Giftpflanzen. Ein Handbuch für Apotheker, Ärzte, Toxikologen und Biologen. 4. Aufl. Stuttgart: G. Fischer. – GOTTLIEB, O. R., KAPLAN, M. A. C. & D. H. T. ZOCHER 1993: A chemosystematic overview of Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae and Hamamelidae. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. – HAMMOND, H. D. 1955: Systematic serological studies in Ranunculaceae. *Serol. Mus. Rotg. Univ. N. Jersey Bull. Nr.* 13. – HEGNAUER, R. 1962 ff: Chemotaxonomie der Pflanzen. **6.** (1973) Ranunculaceae; **9.** (1990) Ranunculaceae. Basel,

Berlin, Boston, Stuttgart: Birkhäuser; 1995: Vergleichende Phytochemie und Chemotaxonomie. In: HIEPKO, P. (Ed.) 1995: Die natürlichen Pflanzenfamilien. **17 a IV**; Ordnung Ranunculales, Fam. Ranunculaceae. 2. Aufl. Berlin: Duncker & Humblot. – JENSEN, U. 1995: Secondary compounds of the Ranunculiflorae. *Pl. Syst. Evol.* [Suppl.] **9**: 85–97. – PHILLIPSON, J. D., ROBERTS, M. F. & M. H. ZENK (Eds.) 1985: The chemistry and biology of isoquinoline alkaloids. Berlin: Springer. – RUIJGROK, H. W. L. 1966: The distribution of ranunculin and cyanogenetic compounds in the Ranunculaceae. In: SWAIN, T. (Ed.) *Comparative phytochemistry*, pp. 175–186. London: Academic Press. –

### Florenatlanten<sup>2</sup> und Kartierungen des Hegi-Gebietes.

(vgl. für Deutschland auch die Bibliographie: HORN, K., GARVE, E., KORSCH, H., RAABE, U. & M. SCHNITTLER 2006: Florenwerke und Verbreitungsatlanten der Gefäßpflanzen Deutschlands aus dem Zeitraum 1945–2005. *Kochia* **1**: 105–134).

**Europa:** JALAS, J. & J. SUOMINEN 1989: *Atlas florae europaeae*, Vol. **8**: Nymphaeaceae to Ranunculaceae. Helsinki.

**Länder:** HAEUPLER, H., & P. SCHÖNFELDER 1989: *Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland*. Stuttgart: Ulmer. – Netzwerk Phytodiversität Deutschlands e.V. & Bundesamt für Naturschutz (Hrsg.) 2013: *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*. 912 S.; Bonn-Bad Godesberg (BfN). – *Neue Messtischblatt-Karten von ganz Deutschland im Internet (Stand 2021)*: <http://www.floraweb.de> – WELTEN, M. & R. SUTTER 1982: *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz*. Vol. 1 und 2. Basel/Boston/Stuttgart: Birkhäuser. Aktualisiert im Internet: <http://www.wsl.ch/land/products/webflora/welcome-de.ehtml> – Floron (2018): *Floron Verspreidingsatlas Vaatplanten*. – <https://www.verspreidingsatlas.nl/vaatplanten>. – ROMPAEY, E. VAN, & L. DELVOSALLE 1979: *Atlas de la Flore Belge et Luxembourgeoise*. Meise: Jard. Bot. Nation. Belg. – AESCHIMANN, D., LAUBER, K., MOSER, D.M. & J. P. THEURILLAT 2004: *Flora alpina*. Bd. 1–3. (Ganzes Alpengebiet!) Bern, Stuttgart, Wien: Haupt. – LAUBER, K. & G. WAGNER 1998: *Flora helvetica*. 2. Aufl. Bern, Stuttgart, Wien: Haupt. – ZAJĄC, A., & M. ZAJĄC 2002: *Distribution atlas of vascular plants in Poland*. Krakov: Jagiellonian Univ., Inst. Bot. – BENKERT, D., FUKAREK, F. & H. KORSCH 1996: *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands*. Jena: Fischer. – JONSELL, B. (ed.) 2001: *Flora Nordica*. Vol. 2. Stockholm. – SLAVÍK, B. 1986, 1990, 1998: *Fytogeografické syntézy ČR*, Vol. 1, 2, 3. Pruhonic: Bot. Inst. Czech. Acad. Sci. (bisher 973 Karten, vgl. auch die neue Flora: Květena ČSR (1988), Band 1, mit ausgewählten Karten). – KAPLAN, Z., DANIHELKA, J., ŠTĚPÁNKOVÁ, J., BUREŠ, P., ZÁZVORKA, J., HROUDOVÁ, Z., DUCHÁČEK, M., GRULICH, V., ŘEPKA, R., DANČÁK, M., PRANČL, J., ŠUMBEROVÁ, K., WILD, J. & B. TRÁVNÍČEK 2015: *Distributions of vascular plants in the Czech Republic*. Part 1. *Preslia* **87**: 417–500. – KAPLAN, Z., DANIHELKA, J., ŠTĚPÁNKOVÁ, J., EKRT, L., CHRTEK, J. Jr., ZÁZVORKA, J., GRULICH, V., ŘEPKA, R., PRANČL, J., DUCHÁČEK, M., KÚR, P., ŠUMBEROVÁ, K. & J. BRŮNA (2016): *Distributions of vascular plants in the Czech Republic*. Part 2. *Preslia* **88**: 229–322. – KAPLAN, Z., DANIHELKA, J., LEPŠÍ, M., LEPŠÍ, P., EKRT, L., CHRTEK, J. Jr., KOČIÁN, J., PRANČL, J., KOBRLOVÁ, L., HRONEŠ, M. & V. ŠULC 2016: *Distributions of vascular plants in the Czech Republic*. Part 3. *Preslia* **88**: 459–544. – KAPLAN, Z., DANIHELKA, J., KOUTECKÝ, P., ŠUMBEROVÁ, K., EKRT, L., GRULICH, V., ŘEPKA, R., HROUDOVÁ, Z., ŠTĚPÁNKOVÁ, J., DVOŘÁK, V., DANČÁK, M., DŘEVOJAN, P. & J. WILD 2017: *Distributions of vascular plants in the Czech Republic*. Part 4. *Preslia* **89**: 115–201. – KAPLAN, Z., DANIHELKA, J., ŠUMBEROVÁ, K., CHRTEK, J. Jr., ROTREKLOVÁ, O., EKRT, L., ŠTĚPÁNKOVÁ, J., TARAŠKA, V., TRÁVNÍČEK, B., PRANČL, J., DUCHÁČEK,

<sup>2</sup> Zusammengestellt von E. J. Jäger (Halle), aktualisiert von E. Welk (Halle)

M., HRONEŠ, M., KOBRLOVÁ, L., HORÁK, D. & J. WILD 2017: Distributions of vascular plants in the Czech Republic. Part 5. *Preslia* **89**: 333–439. – KAPLAN, Z., KOUTECKÝ, P., DANIHELKA, J., ŠUMBEROVÁ, K., DUCHÁČEK, M., ŠTĚPÁNKOVÁ, J., EKRT, L., GRULICH, V., ŘEPKA, R., KUBÁT, K., MRÁZ, P., WILD, J. & J. BRŮNA 2018: Distributions of vascular plants in the Czech Republic. Part 6. *Preslia* **90**: 235–346. – KAPLAN, Z., DANIHELKA, J., CHRTEK, J. Jr., PRANČL, J., DUCHÁČEK, M., EKRT, L., KIRSCHNER, J., BRABEC, J., ZÁZVORKA, J., TRÁVNÍČEK, B., DŘEVOJAN, P., ŠUMBEROVÁ, K., KOCIÁN, P., WILD, J. & P. PETŘÍK 2018: Distributions of vascular plants in the Czech Republic. Part 7. *Preslia* **90**: 425–531. – KAPLAN, Z., DANIHELKA, J., CHRTEK, J. Jr., ZÁZVORKA, J., KOUTECKÝ, P., EKRT, L., ŘEPKA, R., ŠTĚPÁNKOVÁ, J., JELÍNEK, B., GRULICH, V., PRANČL, J. & J. WILD 2019: Distributions of vascular plants in the Czech Republic. Part 8. *Preslia* **91**: 257–368. – KAPLAN, Z., DANIHELKA, J., EKRT, L., ŠTECH, M., ŘEPKA, R., CHRTEK, J. Jr., GRULICH, V., ROTREKLOVÁ, O., DŘEVOJAN, P., ŠUMBEROVÁ, K. & J. WILD 2019: Distributions of vascular plants in the Czech Republic. Part 9. *Preslia* **92**: 255–340. – LANGER, W. & H. SAUERBIER 1996: Endemische Pflanzen der Alpen und angrenzender Gebiete. Biberach: Thomae für die Apotheke. – SAUERBIER, H. & W. LANGER 2000: Alpenpflanzen. Endemiten von Nizza bis Wien. Eching: IHW-Verlag.

### Teilgebiete, angeordnet von NW nach SO

HAEUPLER, H. 1976: Atlas zur Flora von Niedersachsen. *Scripta Geobotanica* **10**, Göttingen: E. Goltze. – GARVE, E. 1994: Atlas der gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. *Naturschutz Landschaftspflege Niedersachsen* **30/1–2**, S. 1–895. – RAABE, E. W. 1987: Atlas der Flora Schleswig-Holsteins und Hamburgs (Hrsg.: DIERSSEN, K. & U. MIERWALD). Kiel: Karl Wachholtz. – POPPENDIECK, H.-H., BERTRAM, H., BRANDT, I., ENGELSCHALL, B. & J. PRONDZINSKI (ed., 2010): Der Hamburger Pflanzenatlas von a bis z. 568 S. München, Hamburg: Dölling & Galitz. – KRESKEN, G.-U. (2004): Atlas der Flora von Lauenburg und Umgebung. *Ber. Bot. Vereins Hamburg* **21**: 5–106; Hamburg. – SCHUMACHER, W. 1995: Atlas der Farn- und Blütenpflanzen des Rheinlandes. Bonn: Universität, Abt. Geobotanik und Naturschutz. – HAEUPLER, H., JAGEL, A. & W. SCHUMACHER 2003: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Nordrhein-Westfalen. Recklinghausen: Landesanstalt für Ökologie. – SUMSER, H., FALK, G., WIELAND, J., JAGEL, A. & W. BOMBLE 2015: Atlas einer zweijährigen Erhebung zur Flora von Köln (2013–2015). 206 S.; Bund für Umwelt und Naturschutz Köln. – DÜLL, R. & H. KUTZELNIGG 1987: Punktkartenflora von Duisburg und Umgebung. Rheydt: IDH-Verlag. (Kleines Gebiet). – NITSCHKE, L., NITSCHKE, S. & V. LUCAN 1990: Flora des Kasseler Raumes. Teil 2 Atlas. (Naturschutz in Nordhessen Sonderheft 5) Kassel: Naturschutzring Nordhessen. – BECKER, W., FREDE, A. & W. LEHMANN 1996: Pflanzenwelt zwischen Eder und Diemel. Flora des Landkreises Waldeck-Frankenberg mit Verbreitungsatlas. *Naturschutz in Waldeck-Frankenberg Bd. 5*. Korbach (Nordwest-Hessen, ausführlich kommentiert). – FUKAREK, F. & H. HENKER 2006: Flora von Mecklenburg-Vorpommern (mit Karten). Jena: Weißdorn-Verlag. – SEITZ, B., RISTOW, M., PRASSE, R., MACHATZI, B., KLEMM, G., BÖCKER, R. & H. SUKOPP 2012: Der Berliner Florenatlas. *Verh. Bot. Ver. Berlin & Brandenburg, Beiheft 7*. 533 S. – HERDAM, H. 1993: Neue Flora von Halberstadt. Quedlinburg: Bot. Arbeitskreis Nordharz. Für Sachsen-Anhalt gibt es (außer dieser Flora) nur eine Übersicht: FRANK, D. & V. NEUMANN 1999: Bestandssituation der Pflanzen und Tiere Sachsens-Anhalts. Stuttgart: Ulmer. (ein Florenatlas ist in Arbeit und in die Deutschlands-Karten in Floraweb integriert). – MEINUNGER, L. 1992: Florenatlas der Moose und Gefäßpflanzen des Thüringer Waldes, der Rhön und angrenzender Gebiete. Text- und Kartenteil. *Haussknechtia (Jena) Beih.* **3/1u. 2**. – KORSCH, H., WESTHUS, W. & H.-J. ZÜNDORF 2002: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Thüringens. Jena: Weissdorn-Verlag. – SAUER, E. 1993: Die Gefäßpflanzen des Saarlandes mit Verbreitungskarten. *Aus Natur und Landschaft im Saarland, Sonderband 5*, Saarbrücken. – LANG, W. & P. WOLFF (Hrsg.) 1993: Flora der Pfalz. Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen für die Pfalz und ihre Randgebiete. Speyer: Pfälz.

Ges. zur Förderung der Wiss. – HARDTKE, H.-J., & A. IHL 2000: Atlas der Farn- und Samenpflanzen Sachsens. Dresden. (Angaben der Höhenverbreitung und Soziologie!). – Arbeitskreis Botanik Landkreis Bad Kissingen 2000: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen im Landkreis Bad Kissingen. Bund Naturschutz Forschung 4. 433 S. – SCHELLER, H. 1989: Flora von Coburg. Coburg: Natur-Museum. (Kleines Gebiet). – SEBALD, O., SEYBOLD, S., PHILIPPI, G. & A. WÖRZ 1993–1998: Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Bd. 1–8. Stuttgart: Ulmer. (Angaben der Höhenverbreitung und Soziologie!). – ADLER, J. & G. KUNZMANN 2009: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Landkreise Dillingen a. d. Donau und Donau-Ries. 285 S. Nördlingen. – SCHÖNFELDER, P. et al. 1990: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns. Stuttgart: Ulmer. (s. auch aktuellsten Kartierungsstand unter: [www.bayernflora.de](http://www.bayernflora.de)). – HIEMEYER, F. 1978. Flora von Augsburg. Augsburg: Naturwiss. Verein Schwaben. (Kleines Gebiet). – WITTMANN, H., SIEBENBRUNNER, A., PILSL, P. & P. HEISELMAYER 1987: Verbreitungsatlas der Salzburger Gefäßpflanzen. Salzburg: Abakus-Verlag. – POLATSCHKE, A. 1997, 1999, 2001: Flora von Nordtirol, Osttirol und Vorarlberg. Band 1, 2, 5. Innsbruck: Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum. (Bd. 5 von MAIER, M. & W. NEUNER). – HARTL, H., KNIELY, G., LEUTE, G.H., NIKLFELD, H. & M. PERKO 1992: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Kärntens. Klagenfurt: Naturwiss. Verein Kärnten. – POLDINI, L. 1991. Atlante corologico delle piante vascolari nel Friuli-Venezia Giulia. Udine: Direzione Region. Foreste e Parchi. – FUKAREK, F. & H. HENKER 2006: Flora von Mecklenburg-Vorpommern (mit Karten). Jena: Weißdorn-Verlag. – Für Sachsen-Anhalt gibt es außer HERDAM (s. o.) nur eine Übersicht: FRANK, D. & V. NEUMANN 1999: Bestandssituation der Pflanzen und Tiere Sachsen-Anhalts. Stuttgart: Ulmer. (ein Florenatlas ist in Arbeit). – WÖRZ, A. & M. THIV 2018: Aktuelle Verbreitungskarten der Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. – Online unter <http://www.flora.naturkundemuseum-bw.de/verbreitungskarten.htm>. – LANGER, W. & H. SAUERBIER 1996: Endemische Pflanzen der Alpen und angrenzender Gebiete. Biberach: Thomae für die Apotheke. – SAUERBIER, H., & W. LANGER 2000: Alpenpflanzen. Endemiten von Nizza bis Wien. Eching: IHW-Verlag.

**Nutzen, Zierpflanzen, Krankheiten:** BRANDENBURGER, W. 1985: Parasitische Pilze an Gefäßpflanzen in Europa. Stuttgart, New York: G. Fischer. – CHITTENDEN, F.J. (Ed.) 1951: Dictionary of gardening, The Royal Horticultural Society, 1–4. Oxford Univ. Press. – HANELT, P. (Ed.) 2001: Mansfeld's encyclopedia of agricultural and horticultural crops: (except ornamentals). 1. Berlin, Heidelberg, Singapore, Tokyo: Springer. – HEGNAUER, R. 1995: Nutzpflanzen. In: HIEPKO, P. (Ed.) 1995: Die natürlichen Pflanzenfamilien. 17 a IV; Ordnung Ranunculales, Fam. Ranunculaceae. 2. Aufl. Berlin: Duncker & Humblot. – HUXLEY, A., GRIFFITHS, M. & M. LEVY (Eds.) 1992: New Royal Horticultural Society dictionary of Gardening, 2.nd Ed., 1–4. London: Macmillan Press. – JELITTO, L. & W. SCHACHT 2002: Die Freiland-Schmuckstauden. 5. Aufl. hrsg. von H. SIMON. Stuttgart: E. Ulmer. – SCHÖNFELDER, I. & SCHÖNFELDER, P. 2011. Das neue Handbuch der Heilpflanzen. Stuttgart: Franckh-Kosmos Verlag. – WALTERS, S.M. et al. (Eds.) 1989: The European garden flora, III. Cambridge: University Press.

Die Ranunculaceae sind eine der sieben Familien der Ranunculales (STEVENS 2001 onwards). Mit ca. 2500 Arten in 55 Gattungen (alle Zahlenangaben folgen STEVENS 2001 onwards) sind sie die größte Familie der Ordnung. Die weiteren Familien sind die Berberidaceae als engste Verwandte der Ranunculaceae, die Menispermaceae, Circaeasteraceae, Lardizabalaceae, Papaveraceae (incl. Pteridophyllaceae und Fumariaceae) und Eupteleaceae. Die Vertreter der Ranunculales decken einen weiten Bereich an Habitaten ab, von den Tropen bis zur Arktis und von rein terrestrischen bis zu aquatischen Standorten. Sie zeigen gleichzeitig eine große Zahl an Wuchsformen: von ein- bis mehrjährigen Kräutern bis zu aufrechten Sträuchern, krautigen oder holzigen Lianen und selten auch Bäumen. Im Stammbaum der

Blütenpflanzen sind die Ranunculales der erste Ast der Eudicotyledonen (STEVENS 2001 onwards). Im folgenden eine kurze Beschreibung der hier nicht behandelten Familien der Ranunculales.

**Berberidaceae:** Sträucher und Stauden mit einfachen, gefiederten oder doppelt dreizähligen Blättern, Blütenhüll- und Staubblätter meist in 3-zähligen, seltener in 2-zähligen Wirteln. Öffnung der Staubbeutel mit Klappen oder mit Längsrissen. Blüten mit einem Fruchtblatt, Balgfrüchte oder Beeren, selten Nüsschen. 14 Gattungen mit ca. 700 Arten, vorwiegend in temperaten Gebieten der Nordhemisphäre, seltener südhemisphärisch (*Berberis* inkl. *Mahonia*).

**Menispermaceae:** Kleine Bäume oder häufiger Lianen. Blätter wechselständig, meist ungeteilt, manchmal schildförmig. Blüten 1-geschlechtig, meist 2-häusig. Blütenorgane häufig in 3-zähligen Wirteln. Fruchtblätter frei, Sammelfrucht aus Steinfrüchtchen. Etwa 71 Gattungen mit ca. 440 Arten, überwiegend tropisch verbreitet. Die Menispermaceae sind wahrscheinlich engste Verwandte der Ranunculaceae und Berberidaceae.

**Circaeasteraceae:** Die krautigen Circaeasteraceae mit den jeweils nur eine Art enthaltenden Gattungen *Circaeaster* und *Kingdonia* kommen in Indien bis China bzw. in China vor. Da sie in der Vergangenheit häufig als Teil der Ranunculaceae betrachtet wurden, werden sie weiter unten in der Darstellung der Familie etwas ausführlicher behandelt.

**Lardizabalaceae:** Kleine Bäume oder meist holzige Lianen mit wechselständigen, gefiederten oder meist gefingerten Blättern. Blüten meist eingeschlechtig, 1- oder 2-häusig, Blütenorgane meist in 3-zähligen Wirteln. Fruchtblätter frei, Sammelfrucht aus Beeren- oder fleischigen Balgfrüchtchen. 7 Gattungen mit etwa 40 Arten in Süd- und Südostasien sowie disjunkt in Chile. Die Lardizabalaceae sind möglicherweise engste Verwandte der Circaeasteraceae.

**Papaveraceae:** Meist einjährige Kräuter oder Stauden mit farblosem oder gefärbtem Milchsaft. Blätter wechselständig, meist geteilt. Blütenhüllblätter meist in 2- oder 3-zähligen Wirteln, Staubblätter meist 4 oder viele, Fruchtblätter meist 2 oder viele. Blüten radiärsymmetrisch (Pteridophylloideae, Papaveroideae, z. B. *Papaver*), disymmetrisch (einige Fumarioideae, z. B. *Lamprocapnos* = *Dicentra* p. p.) oder zygomorph (Fumarioideae, z. B. *Corydalis*, *Fumaria*). Früchte meist Kapseln, seltener Nüsse. 44 Gattungen mit ca. 825 Arten, in temperaten Breiten der Nordhemisphäre und im südlichen Afrika.

**Eupteleaceae:** Laubwerfende Bäume mit wechselständigen, gezähnten Blättern und windbestäubten zwittrigen Blüten ohne Blütenhülle und mit zahlreichen Staub- und Fruchtblättern, Fruchtblätter frei, Früchte geflügelt. 1 Gattung mit 2 Arten in Südostasien.

**Ranunculaceae:** Ausdauernde Kräuter, oft mit  $\pm$  entwickeltem Rhizom, manchmal einjährige Kräuter, Halbsträucher oder Lianen. Wurzelsystem von der Primärwurzel ausgehend (allorrhiz) oder sprossbürtig (homorrhiz). Blätter einfach oder zusammengesetzt, meist mit Blattstiel, nebenblattlos, selten mit nebenblattartigen Bildungen; Blattspreite im Umriss oft herzförmig, manchmal abgestutzt, lanzettlich, linealisch oder keilförmig, meistens unterschiedlich geteilt (gefiedert, fiederlappig bis fiederschnittig, gefingert), manchmal ungeteilt, meist mit gezähntem oder gesägtem Rand, seltener ganzrandig; Blattstiele an der Basis meist scheidig. Haare fast immer einzellig. Blüten einzeln oder in Rispen, Thyrsen oder Trauben. Blüten meistens mäßig groß, zweigeschlechtig, manchmal eingeschlechtig, radiärsymmetrisch, manchmal zygomorph; meist insektenbestäubt, seltener windbestäubt. Blütenorgane schraubig oder in Wirteln. Blütenhülle einfach, Blütenhüllblätter dann meist kronblattartig gefärbt (petaloid), abfallend, seltener auch bleibend, oder Blütenhülle doppelt mit Kelchblättern und Kronblättern, Kronblätter häufig nektarsekretierend. Staubblätter mehrere bis viele. Fruchtblätter (Karpelle) immer oberständig, zahlreich bis wenige, seltener auch nur eins, meist frei, selten verwachsen. Samenanlagen zahlreich (in zwei Reihen entlang der Bauchnaht) bis wenige bis einzeln, anatrop (umgewendet) bis hemitrop (halbumgewendet), mit einem oder zwei Integumenten. Frucht eine Sammelbalgfrucht, ein Balg, eine Sammelnussfrucht oder eine Beere (z. B. *Actaea*), seltener eine Kapsel (z. B. *Nigella*). Samen pro Fruchtblatt zahlreich bis einzeln, mit reichlichem Endosperm, Embryo z. Z. der Fruchtreife oft undifferenziert. In der Regel zwei Keimblätter, seltener eins oder drei.

In der Familie werden nach STEVENS (2001 onwards) 55 Gattungen mit insgesamt ca. 2500 Arten unterschieden. Da Gattungsgrenzen teilweise unklar sind, kann keine endgültige Gattungszahl angegeben werden. Die Arten sind nahezu über die ganze Welt verbreitet. Allerdings kommen sie vorwiegend in der temperaten Zone der Nord- und Südhemisphäre und nur seltener in den Tropen vor. Rein europäische Gattungen fehlen. Vorwiegend im Mittelmeergebiet beheimatet sind die Gattungen *Helleborus* und *Nigella* (inkl. *Garidella*). Die meisten in unserem Gebiet heimischen Gattungen haben ihren Schwerpunkt in Asien bzw. Ostasien und Nordamerika, z. B. *Aquilegia* und Verwandte, *Isopyrum* mit verwandten Gattungen, *Aconitum*, *Delphinium* inkl. *Consolida*, *Actaea* inkl. *Cimicifuga*, *Thalictrum*, *Anemone*, *Hepatica*, *Pulsatilla*, *Trollius*, *Caltha*, *Ranunculus*, *Callianthemum*, *Eranthis* und *Adonis*. Doch gibt es auch ganz auf Asien beschränkte Gattungen wie *Beesia*, *Anemonopsis* und *Paroxygraphis*, auf Asien und Nordamerika beschränkte Gattungen wie *Trautvetteria*, *Oxygraphis*, *Halerpestes* und *Coptis*, oder auf Nordamerika beschränkte Gattungen wie *Xanthorrhiza*, *Beckwithia*, *Cyrtorhyncha*, *Kumliena* sowie einige weitere kleinere Gattungen. In den Südkontinenten haben nur wenige Gattungen ihr Areal oder ihren Schwerpunkt. So sind *Knowltonia* sowie *Anemone* Sektion *Pulsatilloides* auf Afrika beschränkt. Die auf allen Kontinenten vorkommende Gattung *Clematis* hat zahlreiche Arten in Afrika und, mit der manchmal als Gattung *Naravelia* abgespaltenen Artengruppe, Vertreter im tropischen Asien. Südamerika besitzt eigene Gattungen, z. B. mit der an *Ranunculus* anklingenden, aber durch große Nektarblätter ausgezeichneten Gattung *Laccopetalum*, sowie *Krapfia* und *Hamadryas*, ferner mit *Caltha* Sektion *Psychrophila*, die auch in Südostaustralien und Tasmanien vorkommt.

**Systematik und Phylogenie der Familie.** Nach STEVENS (2001 onwards), der im wesentlichen WANG et al. (2009) folgt, gliedern sich die Ranunculaceae in die Unterfamilien Glaucidoideae, Hydrastioideae, Coptoideae, Thalicthroideae und Ranunculoideae. Frühe molekularsystematische Arbeiten auf dem Weg zu dieser Klassifikation stammen von HOOT (1995) und JOHANSSON (1995), und aktuellere umfangreiche Arbeiten stammen von WANG et al. (2009) und COSSARD et al. (2016). Die monospezifische Gattung *Glaucidium* (*G. palmatum* aus Japan) als einziger Vertreter der Glaucidoideae ist z. B. von TAMURA (1995 b) aufgrund einiger Merkmale (TAMURA 1972) nicht als Teil der Ranunculaceae

betrachtet worden: Zentrifugale Entstehung der Polyandrie, Mehrschichtigkeit und Zweizahl der Integumente, haploide Chromosomenzahl  $n = 10$ , Cumarin als Inhaltsstoff, Öffnung der Bälge entlang der Bauch- und Rückennaht. Das letzte Merkmal ist aber auch bei *Nigella* zu beobachten. *Hydrastis* (Orangenwurzel) als einziger Vertreter der Hydrastioideae wurde von TOBE & KATING (1985, zitiert nach TAMURA 1995 a) aus den Ranunculaceae ausgegliedert. Diese im östlichen Nordamerika beheimatete monospezifische Gattung (*Hydrastis canadensis*) weicht hinsichtlich folgender Merkmale von typischen Vertretern der Ranunculaceae ab: Leitbündelversorgung bei den Staub- und Fruchtblättern gleich (allerdings auch bei einigen *Ranunculus*-Arten), Micropyle von beiden Integumenten gebildet (auch bei *Aquilegia*, im übrigen ein sehr variables Merkmal), Xylem nicht V-förmig im Stängelquerschnitt (indifferente Anordnungen ebenfalls bei *Helleborus*, *Calathodes* und *Beesia*), leiterförmige Perforation der Leitgefäße (auch bei *Hydrastis* kommen einfach perforierte Leitgefäße vor), haploide Chromosomenzahl  $n = 13$ , Pollen mit einem streifenförmig zusammengesetzten Tectum, Laubblätter mit einem undifferenzierten Mesophyll, Vorkommen von D-Galactose. Die Einwände von TAMURA (1995 a) sind hier jeweils in Klammern beigelegt, so dass zum einen deutlich wird, dass *Hydrastis* tatsächlich einige besondere Merkmale aufweist, dass aber andererseits ein Ausschluss aus den Ranunculaceae auch morphologisch nicht gerechtfertigt erscheint. Die Unterfamilie Coptoideae mit einer Chromosomenrundzahl von  $x = 9$  (WANG et al. 2009) enthält zwei Gattungen. *Xanthorhiza* (Gelbwurz) mit nur einer Art (*X. simplicissima*) ist im östlichen Nordamerika verbreitet, und *Coptis* (Goldfaden) mit ca. 15 Arten im (meist) westlichen Nordamerika (4 Arten) und in Ostasien.

*Circaeaster* und *Kingdonia*, von denen TAMURA (1995 a) *Kingdonia* als Teil der Ranunculaceae betrachtete, gehören zusammen in die Familie der Circaeasteraceae, die möglicherweise am engsten mit den Lardizabalaceae verwandt sind (STEVENS et al. 2001 onwards). *Kingdonia* hat viele gemeinsame Merkmale mit den Ranunculaceae, weicht aber durch die offene, dichotome Blattnervatur (→ **Abb. 5**) und ein helobiales Endosperm ab. Auch *Circaeaster* hat Blätter mit offener, dichotomer Nervatur, und auf die große Ähnlichkeit der Pollenkörner von *Circaeaster* und *Kingdonia* haben WU & KUBITZKI (1993) hingewiesen.

Jenseits der in Europa nicht vorkommenden Glaucidoideae, Hydrastioideae und Coptoideae werden die Ranunculaceae nach STEVENS (2001 onwards), basierend auf WANG et al. (2009), wie folgt gegliedert. Genannt sind nur die im Gebiet vorkommenden Gattungen:

Unterfamilie Thalictroideae: *Aquilegia*, *Isopyrum*, *Thalictrum*

Unterfamilie Ranunculoideae

Tribus Adonideae: *Adonis*, *Trollius*

Tribus Delphinieae: *Aconitum*, *Delphinium* (inkl. *Consolida*)

Tribus Nigelleae: *Nigella*

Tribus Helleboreae: *Helleborus*

Tribus Cimicifugeae: *Actaea* (inkl. *Cimicifuga*), *Eranthis*

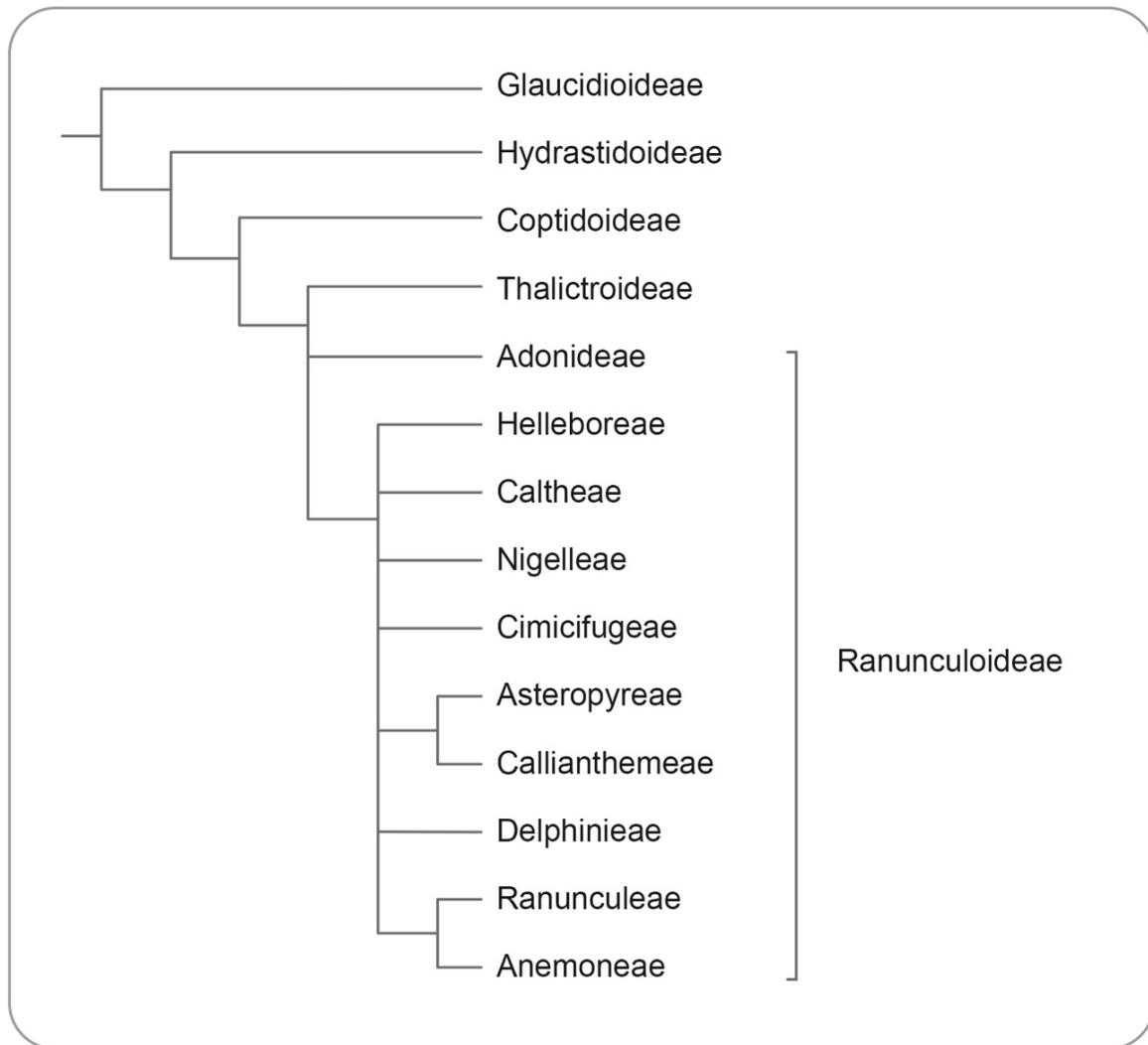
Tribus Caltheae: *Caltha*

Tribus Asteropyreae: nicht in Europa vorkommend

Tribus Callianthemeae: *Callianthemum*

Tribus Anemoneae: *Anemone*, *Clematis*, *Hepatica*, *Pulsatilla*

Tribus Ranunculeae: *Ceratocephala*, *Ficaria*, *Myosurus*, *Ranunculus*



**Abb. 1** | Phylogenie der Ranunculaceae (nach COSSARD et al. 2016)

Die wahrscheinlichen Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Unterfamilien und Tribus ist in → **Abb. 1** dargestellt. Diese Darstellung folgt der Arbeit von COSSARD et al. (2016). Der Stammbaum macht vor allem deutlich, dass die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Tribus der Ranunculoideae im Wesentlichen unklar sind, und dass angesichts der nicht geklärten Verwandtschaft der Adonideae die Umgrenzung der Thalictroideae und der Ranunculoideae nicht endgültig geklärt ist. Der Vergleich des molekularen Stammbaums mit verschiedenen immer wieder zur Klassifikation der Ranunculaceae herangezogenen Merkmalen zeigt, dass einige Merkmalsbereiche mehr zum Stammbaum passen als andere. So passt z. B. die Verteilung des Chromosomentyps (T-Typ: Glaucidoideae, Hydrastioideae, Coptoideae, Thalictroideae; R-Typ: Ranunculoideae; s. TAMURA 1995 b, HOOT 1995) gut zu den oben genannten Unterfamilien und Tribus (HOOT 1995). Auch einige der phytochemischen Befunde, wie das Vorhandensein von Berberin (fehlend in den Ranunculoideae), die Bildung von cyanogenen Verbindungen (fehlend in den Ranunculoideae), das Vorhandensein von Ranunculin (vorhanden in den Helleboreae, Anemoneae und Ranunculeae), Diterpen-Alkaloiden (vorhanden in den Delphinieae), Ferulasäure, Sinapissäure und Glycoflavonen (alle drei nur in den Adonideae) decken sich relativ gut mit den molekularen Ergebnissen (JENSEN 1995, HOOT 1995). Gerade bei diesen sekundären Inhaltsstoffen muss aber bedacht werden, dass nicht alle Taxa auf ihr Substanzspektrum hin untersucht

worden sind. Einige mikromorphologische Merkmale (HOOT 1991), wie z. B. Haartypen an Blättern und Stängeln und Papillen an den periklinen Zellwänden der Blätter, passen teilweise auch zu den molekular erkannten Gruppen (s. HOOT 1995). Dagegen sind die Merkmale, die in der Vergangenheit vorwiegend zur Gliederung der Familie herangezogen wurden, wie z. B. Art und Vorkommen von nektarsekretierenden Petalen und Fruchttypen (Bälge, Nüsschen, Beeren), in der Evolution der Familie mehrfach entstanden und sind deshalb für die Erkennung von Verwandtschaft weniger geeignet.

Gattungsgrenzen innerhalb der Familie sind teilweise umstritten. Das hängt vor allem mit der Frage zusammen, ob Gattungen monophyletisch sein müssen oder auch paraphyletisch sein dürfen (zur Erläuterung s. KADEREIT et al. 2016). Mit Blick auf die mitteleuropäische Flora sind die bestehenden Probleme von WELK (in KADEREIT et al. 2016) zusammengefasst worden. So legen die Verwandtschaftsverhältnisse in den Delphinieae (JABBOUR & RENNER 2011, 2012, WANG et al. 2013) eindeutig nahe, dass *Consolida* in *Delphinium* eingeschlossen werden muss. Ebenso sollte *Cimicifuga* in *Actaea* eingeschlossen werden (COMPTON et al. 1998). In allen molekularsystematischen Analysen der Anemoneae (HOOT 1995, HOOT et al. 1994, 2012, EHRENDORFER & SAMUEL 2001, SCHUETTPELZ et al. 2002, PFOSSER et al. 2011, MLINAREC et al. 2012) konnte gezeigt werden, dass *Anemone* keine monophyletische Gattung ist, sondern dass, was mitteleuropäische Gattungen betrifft, *Hepatica* am engsten mit *Anemone* subg. *Anemonidium* und *Pulsatilla* am engsten mit *Anemone* subg. *Anemone* verwandt ist. Eine allgemein akzeptierte Umsetzung in eine Neuklassifikation steht noch aus. Da bei Eingliederung von *Hepatica* und *Pulsatilla* in *Anemone* möglicherweise auch *Clematis* als Teil von *Anemone* behandelt werden müsste (PFOSSER et al. 2011, LIU et al. 2018), erscheint eine solche Lösung nicht sinnvoll. Eine Gliederung in zwei Gattungen, den jetzigen zwei Untergattungen von *Anemone* entsprechend, scheint sinnvoll. MOSYAKIN (2016) hat für die Aufrechterhaltung von *Hepatica* und *Pulsatilla* eine Gliederung des Verwandtschaftskreises in sechs Gattungen vorgeschlagen (*Hepatica*, *Anemonastrum*, *Knowltonia*, *Pulsatilla*, *Anemoclema*). In jedem Falle ist bei Beibehaltung von *Anemone* in ihrer traditionellen Umgrenzung die Herauslösung von *Anemone narcissiflora* als Gattung *Anemonastrum* nicht sinnvoll. Die Artengruppe um *Anemone narcissiflora* ist Teil von *Anemone* subg. *Anemonidium*. Was die Umgrenzung von *Ranunculus* betrifft, wird hier auf EMADZADE et al. (2010) verwiesen.

Die Frage nach dem Entstehungszentrum der Familie kann nicht eindeutig beantwortet werden. Die enge Verwandtschaft der Ranunculaceae mit den hauptsächlich nordhemisphärischen Berberidaceae, die Verbreitung der Glaucidioideae und Hydrastioideae als frühen Entwicklungslinien der Familie im östlichen Nordamerika bzw. in Ostasien (Japan) sowie der Verbreitungsschwerpunkt der Thalictroideae und Ranunculoideae in der Nordhemisphäre legen allerdings eine nordhemisphärische Entstehung nahe. Ein Entstehung der Familie in Eurasien wurde von ZIMAN & KEENER (1989) postuliert. Damit wären die südamerikanischen und afrikanischen Diversitätszentren sekundär. Nach ZIMAN (1982) erschienen die Ranunculaceae vor ca. 68 Mio. Jahren erstmalig in der fossilen Dokumentation, aber es gibt auch ältere Fossilien (*Eocaltha*, ca. 77 Mio. Jahre, RODRÍGUEZ DE LA ROSA et al. 1998), die der Familie, wenn auch mit Zweifeln (FRIIS et al. 2011), zugeordnet worden sind. Sogar von *Leefructus*, auf ca. 122 Mio. Jahre datiert (SUN et al. 2011), ist eine Verwandtschaft mit den Ranunculaceae angenommen, aber auch bezweifelt worden (SOLTIS et al. 2018) worden. Fossilien der Familie sind von PIGG & DEVORE (2005) zusammengestellt worden. Unter Anwendung einer molekularen Uhr ist der Beginn der Diversifizierung der Familie auf ca. 109 Mio. Jahre geschätzt worden (WANG et al. 2016), aber deutlich jüngere Alter (73–87 Mio. Jahre; ANDERSON et al. 2005; 59–55 Mio. Jahre; BELL et al. 2010) wurden von anderen Autoren ermittelt.

**Lebensformen**<sup>3</sup>. Entsprechend ihrer vorwiegend extratropischen Verbreitung herrschen bei den Ranunculaceae perennierende, krautige Formen vor. Je nach Lage und Schutz der überdauernden Erneuerungsknospen während der ungünstigen Jahreszeiten können folgende Lebensformen unterschieden werden: a) Phanerophyten, Holzgewächse, deren Erneuerungsknospen höher als 50 cm über der Erdoberfläche liegen, kommen nur bei *Clematis* vor. b) Chamaephyten (Halb- und Zwergsträucher) tragen ihre Erneuerungsknospen zwischen 10 und 50 cm über dem Boden, wie z. B. bei *Helleborus foetidus*, bei strauchförmigen *Clematis*-Arten der Sektion *Fruticella* (Asien), bei der afrikanischen *Anemone* Sektion *Pulsatilloides* und bei *Xanthorhiza* (östliches Nordamerika). c) Hemikryptophyten, zweijährige und ausdauernde Rosettenpflanzen, deren Erneuerungsknospen am Grunde des im Sommer beblätterten Stängels liegen (*Aquilegia*-Arten) oder im Schutz von im Herbst gebildeten Blattrosetten angelegt werden (*Ranunculus*- und *Anemone*-Arten), sowie auch die Stauden mit oberirdischen Ausläufern (*R. repens*, *R. serpens* u. a.). d) Kryptophyten, bei ihnen befinden sich die Erneuerungsknospen unterhalb der Erdoberfläche an Erdsprossen, nämlich an unterirdischen Ausläufern (Ausläufergeophyten, *Ranunculus illyricus* u. a.), an Rhizomen (Rhizomgeophyten, *Anemone*, *Ranunculus* z. T. u. a.), an Rüben (Rübengeophyten, *Pulsatilla*) oder an Knollen (Knollengeophyten, *Aconitum*, *Anemone*, *Eranthis*, *Ranunculus bulbosus* u. a.). Die Knollen können dabei jährlich neu gebildet werden oder mehrere Jahre weiterwachsen. Leben diese Kryptophyten als Sumpfpflanzen, werden sie als Helophyten (*Caltha*) bezeichnet, oder als Hydrophyten, wenn sie ganz oder größtenteils untergetaucht leben (*Ranunculus* subgen. *Batrachium*). e) Therophyten (Einjährige) überdauern die ungünstige Jahreszeit als Früchte oder Samen im Boden (*Nigella*, *Adonis* z. T., *Delphinium* z. T., *Myosurus* und einige *Ranunculus*-Arten).

**Wurzeln.** Die Bewurzelung der mitteleuropäischen Ranunculaceen ist recht gut untersucht. Das betrifft ihre Morphologie, ihre Rhythmik und Lebensdauer, ihre Ausdehnung im Boden, ihre Speicherfunktion oder Besonderheiten wie Zugwurzeln, „Saftwurzeln“ und „Wucherwurzeln“ (Wurzeln mit Wurzelsprossbildung). Wurzelprofile finden sich z. B. bei KUTSCHERA (1960) für *Nigella arvensis*, *Delphinium consolida*, *D. ajacis*, *Adonis aestivalis* und *Ranunculus repens*, bei GOLUBEV (1962) für *Trollius europaeus*, *Adonis vernalis*, *Anemone ranunculoides*, *Clematis recta*, *Pulsatilla patens*, *Ficaria verna*, *Ranunculus repens*, *R. pedatus*, *R. polyanthemos*, *R. auricomus*, *R. acris*, *R. illyricus*, *Thalictrum minus* und *Th. aquilegifolium* und bei KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1992) für *Caltha palustris*, *Trollius europaeus*, *Thalictrum lucidum*, *Pulsatilla alpina*, *P. alba*, *P. vernalis*, *P. grandis*, *P. pratensis*, *Ranunculus hybridus*, *R. acris*, *R. montanus*, *R. nemorosus*, *R. bulbosus*, *R. flammula*, *R. auricomus*, *R. oreophilus*, *Ficaria verna* und *Adonis vernalis*.

Auf die aus der Wurzelanlage des Embryos hervorgehende Primärwurzel und ihre Verzweigung beschränkt, also allorhiz, bleibt die Bewurzelung bei nur wenigen, vor allem einjährigen Arten. Bei den sommer- oder winterannuellen Arten von *Nigella*, *Adonis* und *Delphinium* z. T. dringt die Primärwurzel als Pfahlwurzel tief in den Boden ein (bei *Nigella* und *Adonis* bis über 80 cm, bei *Delphinium* 50–60 cm), und sie bildet mit ihren Seitenwurzeln erster, zweiter und dritter Ordnung bis zum Ende der Blütezeit einen breit zylindrischen Wurzelraum. Mehrere Jahre ausdauernde Primärwurzeln gibt es bei *Pulsatilla vulgaris*, *P. grandis*, *P. pratensis* und den *Aquilegia*-Arten. Diese Pfahlwurzeln sind im oberen Abschnitt (etwa 10 cm) bis zu 1–2 cm verdickt und dienen auch der Stoffspeicherung. Im Laufe des Lebens werden sie infolge der sympodialen Erneuerung der Sprosse mehrköpfig. Durch Kontraktion ziehen sie die Erneuerungsknospen unter die Erdoberfläche. Im Querschnitt durch das obere Ende dieser Wurzel erkennt

<sup>3</sup> Die Abschnitte Lebensformen, Wurzeln und Bodensprosse und Sprosserneuerung wurden von E. J. Jäger (Halle/Saale) verfasst.

man Jahresringe, die bei *Pulsatilla pratensis* ein Alter von bis über 10 Jahre anzeigen. Bei Gartenpflanzen von *Aquilegia vulgaris* findet man kaum mehr als fünf Jahresringe. Bei *Pulsatilla* kann die Primärwurzel von oben her aufgespalten sein, aber ein Zerfallen in selbständige Teilpflanzen wurde nur in Einzelfällen beobachtet. Die Wurzeln von *Pulsatilla pratensis* dringen bis über 80 cm, die von *P. patens* bis 120 cm tief in den Boden ein. Zusätzliche sprossbürtige Wurzeln werden für *P. pratensis* angegeben.

Bei manchen einjährigen Hahnenfußgewächsen wird das System der Primärwurzel durch viele sprossbürtige Wurzeln ergänzt (allo-homorrhiz). Bei *Ranunculus arvensis* werden bald nach der Keimung am Übergang von der Sprossachse zur Wurzel, also am Wurzelhals, zahlreiche sog. Grenzwurzeln gebildet, die wie die Primärwurzel etwa 20 cm tief in den Boden eindringen. Von den perennierenden Arten hat z. B. *Helleborus foetidus* eine allo-homorrhize Bewurzelung: außer der kräftigen, verzweigten und ausdauernden Primärwurzel werden an der Basis des aufsteigenden Stängels zahlreiche sprossbürtige Wurzeln gebildet.

Kurzlebiger (wenige Wochen) ist die Primärwurzel bei winter- und sommerannuellen Arten feuchter Standorte wie *Ranunculus sceleratus*, *R. sardous* und *Myosurus minimus*. Hier wird sie schon im Jugendstadium durch zahlreiche (bei *Myosurus* 3–12) Grenzwurzeln sowie hypokotylbürtige und an den Rosettenknoten entspringende sprossbürtige Wurzeln ersetzt. Die Wurzeltiefe ist bei diesen Arten geringer, bei *Myosurus* z. B. nur 2–8 cm. Bei den meisten Ranunculaceen-Stauden, die Rhizome oder Ausläufer bilden, ist die Bewurzelung der erwachsenen Pflanze ausschließlich sprossbürtig (homorrhiz). Die einzelnen Wurzeln werden dann höchstens so alt wie die Zuwachsabschnitte der Bodensprosse: 1 Jahr bei *Thalictrum aquilegifolium*, 3–4 Jahre bei *Ranunculus repens*, *R. acris* und *R. auricomus* agg., 3–6 (–10) Jahre bei *Thalictrum minus* und *Hepatica nobilis*, bis über 14 Jahre bei *Ranunculus hybridus*. Die Bodensprosse der Frühjahrsblüher *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides* und *Eranthis hyemalis* sind während der Sommerruhe wurzellos, erst im Herbst treiben zarte und kaum verzweigte sprossbürtige Wurzeln aus. Auch beim Scharbockskraut und einigen die oberirdischen Pflanzenteile im Sommer verlierenden *Ranunculus*-Arten (*R. bulbosus*, *R. illyricus* sowie mehrere mediterrane Arten) leben diese dünnen sog. Nährwurzeln nur vom Herbst bis zum späten Frühjahr, und nur die erst im Frühjahr ausgebildeten dickeren Speicherwurzeln oder Wurzelknollen überdauern den Sommer und werden erst nach einem Jahr ersetzt. Auch die Primärwurzel stirbt bei diesen Arten schon im ersten Lebensjahr ab. Manche Arten von *Ranunculus* subgen. *Batrachium* entwickeln gar keine Primärwurzel und die Bewurzelung ist von Anfang an ausschließlich sprossbürtig. Bei sommergrünen Stauden wie *Adonis vernalis*, *Thalictrum minus*, *Ranunculus hybridus*, *Aconitum*- und *Delphinium*-Arten bleibt die Primärwurzel länger erhalten. Bei *Thalictrum lucidum* stirbt sie im Sommer des 2. Lebensjahres. Wenn die Pflanze die Blühreife erreicht hat, ist die Primärwurzel bei den meisten homorrhiz bewurzelten Ranunculaceen abgestorben. Die sprossbürtigen Wurzeln entspringen, soweit das an gestreckten Internodien zu erkennen ist, bei den Ranunculaceen in unterschiedlicher Zahl unterhalb der Knoten („Unterknotenwurzler“): bei *Ranunculus hybridus* an jedem Rhizomabschnitt meist nur eine einzige, bei *Ranunculus* subgen. *Batrachium* 1–4 je Knoten, bei *R. lingua* an manchen Ausläuferknoten ein ganzer Kranz von bis zu 35 Wurzeln. Bei *Ranunculus flammula* entstehen Wurzeln (meist 2) an Seitenknospen, die noch nicht austreiben („Knospenwurzler“).

Die sprossbürtigen Wurzeln dringen bei manchen Steppenpflanzen tief in den Boden ein. *Adonis vernalis* beispielweise bildet ein dichtes Büschel von zahlreichen strangförmigen, (0,5–) 1–2 mm dicken und bis 3 m langen, verzweigten Wurzeln, die in der russischen Steppe einen Raum von 220 cm Tiefe und 50 (–100) cm Radius durchwachsen. Bei *Thalictrum minus* reichen sie bis über 100 cm tief (in Südrussland 234 cm bei > 100 cm Breite) und verzweigen sich bis zur 4. Ordnung. Beim im Sommer

einziehenden *Ranunculus illyricus* dagegen dringen die dünnen sprossbürtigen Nährwurzeln, die im Herbst oberhalb der Wurzelknollen austreiben, nur 10–25 cm tief in den Boden ein. An feuchteren Standorten ist bei den homorrhiz bewurzelten Stauden die Wurzeltiefe meist gering (z. B. *Ranunculus repens* 20–30 cm, *R. sardous* 20 cm, *R. flammula* bis 20 cm, *Caltha palustris* 25–35 cm, *Trollius europaeus* 15–40 cm), noch geringer bei den im Mullhorizont wurzelnden Laubwaldpflanzen (*Anemone nemorosa* und *A. ranunculoides* kaum 15 (–30?) cm, *Ficaria verna* höchstens 25 cm). Die sprossbürtigen Wurzeln der Mullwurzler und auch der Sumpf- und Wasserpflanzen sind nur schwach oder gar nicht verzweigt.

**Wurzelzug.** Während bei Pflanzen mit unterirdischen Ausläufern (z. B. *Thalictrum simplex*, *Th. flavum*, *Ranunculus illyricus*) die spezifische Tiefenlage durch Änderung der Wuchsrichtung eingehalten werden kann, werden die Knospen primär oberirdischer Bodensprosse, z. B. bei *Ranunculus repens* und *R. acris*, durch strangförmige, (schräg) abwärts gerichtete Zugwurzeln unter die Bodenoberfläche gebracht. Bei diesen Wurzeln strecken sich die Rindenzellen radial und verkürzen sich dadurch in der Länge, die Wurzeloberfläche wird querrunzelig, der Zentralzylinder wellenförmig zusammengeschoben. Komplizierter ist die Verlagerung von Sprossknollen, z. B. von *Ranunculus bulbosus*. Hier helfen zapfenförmig



**Abb. 2** | Wurzelknollen von *Ficaria verna*.  
Foto: V. MELZHEIMER



**Abb. 3** | Spross- und Wurzelknolle („Innovationsrube“) von *Aconitum napellus*. Foto: TH. ARZT

verdickte Wurzeln („Saftwurzeln“, früher für Wasserspeicher gehalten) beim Hinabziehen, indem sie durch starkes Dickenwachstum zur Entstehung eines senkrechten Kanals im Boden führen.

**Speicherwurzeln und Wurzelknollen.** Eine Differenzierung in dickere Speicherwurzeln und dünnere Nährwurzeln beobachtet man bei vielen Hahnenfußgewächsen, z. B. bei *Thalictrum aquilegifolium* oder *Ranunculus bulbosus*. Die Speicherwurzeln werden bei *R. bulbosus* erst im Frühjahr ausgebildet und überleben den Sommer, ihr Rindengewebe ist 3- bis 4-mal so dick wie das der Nährwurzeln, die schon im Herbst austreiben und im Sommer absterben. Bei *R. illyricus* sind die 8–30 Speicherwurzeln an der Basis knollenförmig, und sie bleiben unverzweigt. Auch sie werden im Unterschied zu den Nährwurzeln erst im Frühjahr ausgebildet und überleben den Sommer. Bei *Ficaria verna* entstehen die länglichen bis kugeligen Wurzelknollen (→ **Abb. 2**) aus Blattachselknospen, deren Vegetationspunkt nicht austreibt. Bei den Bulbillen dagegen, die in den Blattachsen des gestreckten Sprosses dieser Gattung entstehen, treibt der Vegetationspunkt aus und die Bulbillen entwickeln sich über den Winter zu Tochterpflänzchen. Ähnlich knospenbürtig ist die Entstehung der Knolle von *Aconitum napellus* (→ **Abb. 3**), nur wird hier das erste Internodium des Seitensprosses, der die Innovation übernimmt, etwas gestreckt.

**Wurzelsprosse** sind bei den mitteleuropäischen Ranunculaceen selten. Frühere Angaben über ein Vorkommen bei *Eranthis* sind falsch. Nur bei *Anemone sylvestris* treiben regelmäßig aus flach unter der Bodenoberfläche streichenden „Wucherwurzeln“ Wurzelsprosse aus, so dass bei dieser Art in wenigen Jahren quadratmetergroße Bestände entstehen können. Außerdem ist bei *Pulsatilla pratensis* regenerative Wurzelknospenbildung nach Zerstörung des Sprosskopfes beschrieben worden.

**Mykorrhiza** ist bei den Ranunculaceen weit verbreitet. In der britischen Flora findet sie sich bei 95 % der Arten der Familie (HARLEY & HARLEY 1987). Nach GRIME et al. (1988) kommt VA- (vesikulär-arbuskuläre) Mykorrhiza z. B. bei *Anemone nemorosa*, *Caltha palustris*, *Ranunculus repens*, *R. flammula*, *R. sceleratus*, *R. bulbosus*, *R. acris* und *Ficaria verna* vor. Besonders wichtig ist Mykorrhiza bei Mullbodenwurzeln mit wenig verzweigten Wurzeln wie *Anemone nemorosa* und *A. ranunculoides*, *Eranthis hyemalis* oder *Ficaria verna*.

Für die **Anatomie** der ausgewachsenen Wurzeln beschreibt MAXWELL (1893) mehrere Typen: Entweder fehlt ein Kambium und damit sekundäres Dickenwachstum, in diesem Fall entwickelt sich nur eine erstarkende, Stärke speichernde, fleischige primäre Rinde, z. B. bei den meisten Arten von *Ranunculus*, bei *Trollius*, *Caltha*, *Callianthemum*, *Helleborus niger* u. a., oder durch ein normales Kambium bildet sich auch ein sekundäres Leitbündelsystem. Dabei kann das Sekundärholz zartwandig bleiben, wie bei *Aconitum napellus*, während sich bei *Helleborus foetidus*, *Nigella damascena*, *Pulsatilla*-, *Aquilegia*- und *Clematis*-Arten kräftige Gefäße aus einem geschlossenen Kambiumring entwickeln. Meist enthalten die Wurzeln dieses Typs wenig Reservesubstanzen. Beim dritten Typ schließlich ist der Zentralzylinder im Querschnitt sehr ausgedehnt und das Xylem verschmilzt im Mark zur Mitte hin. Durch die Erweiterung des Zentralzylinders reißt die Rhizodermis auf und wird durch verholzende Zellen der Rinde ersetzt. Manche einjährige Arten wie *Myosurus minimus* und *Ceratocephala falcata* besitzen in den Wurzeln isolierte Kambien. In älteren Wurzeln findet eine sog. Metadermisierung statt. Dabei handelt es sich um die Einlagerung von sehr verschiedenartigen, meist braungefärbten Substanzen in die sich dadurch verdickenden Rhizodermisaußenwände. Ähnliche Zellen umschließen z. B. bei *Pulsatilla* den Wurzelvegetationspunkt während der Winterruhe. Fast rübenförmig sind die sprossbürtigen Speicherwurzeln bei *Ranunculus asiaticus* mit Speichergewebe in der Rinde.

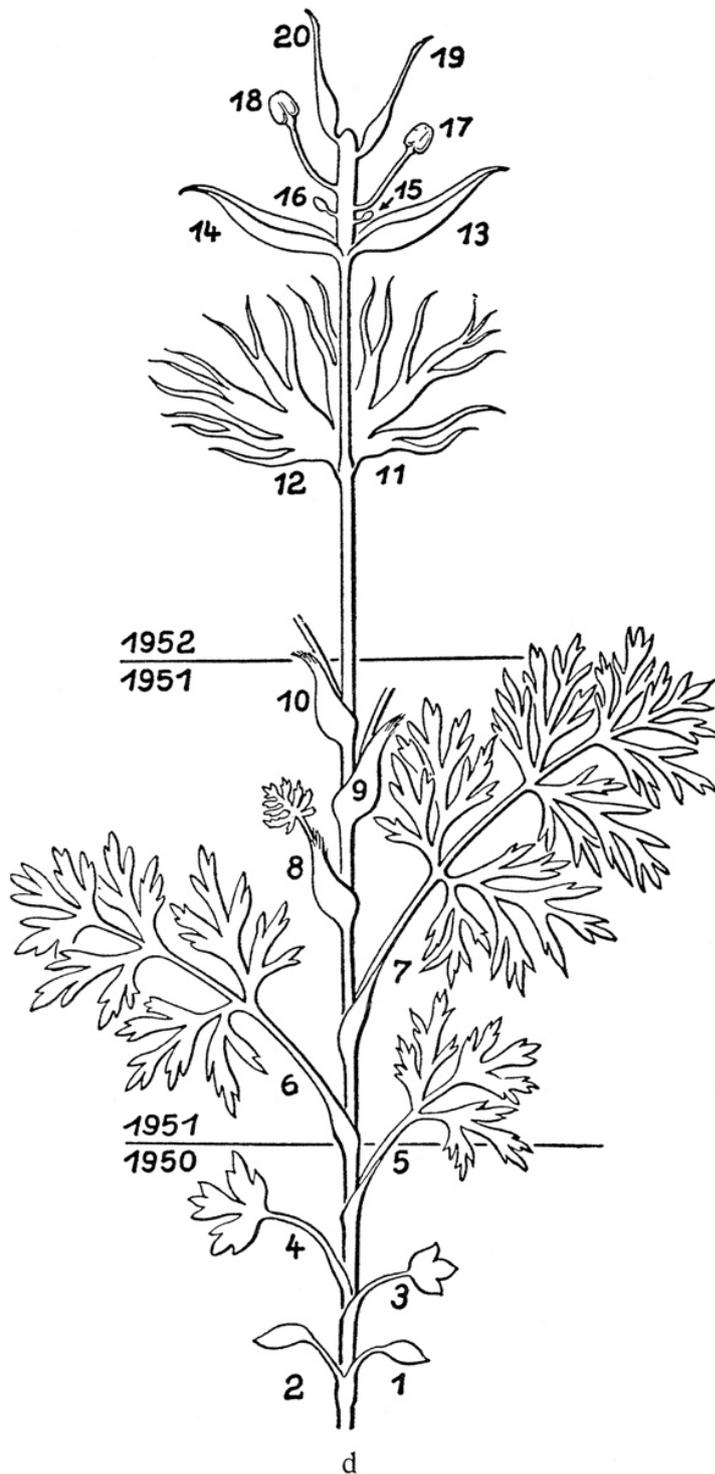
Wurzel-Querschnittsbilder mehrerer mitteleuropäischer Ranunculaceen bei KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1992) zeigen einen primär tri- oder tetrarchen Zentralzylinder (mit drei oder vier Wasserleitbündeln). Beim sekundären Dickenwachstum (z. B. *Pulsatilla*) ist ein Einschub von weiteren Bündeln möglich. In den zarten Wurzeln von *Eranthis* liegen im Zentrum nur 3–6 einzelne Gefäße. Das speichernde Rindengewebe ist bei den *Ficaria*-Knollen 7-mal so breit wie der Zentralzylinder, bei den Nährwurzeln nur 2,5-mal so breit.

**Bodensprosse und Sprosserneuerung.** In Verlängerung der Hauptwurzel bildet sich vielfach ein Wurzelstock, oft äußerlich von der Wurzel nur schwer abgrenzbar. Der Wurzelstock fehlt den einjährigen Arten, aber auch *Ranunculus* subgen. *Batrachium*, bei dem der Stängel – nur unterbrochen vom Winter – auf feuchtem Boden oder auf dem Grunde von Gewässern kriecht und unter Verzweigung in gleicher Weise ständig weiterwächst. Die Rhizome von manchen *Anemone*-Arten (*A. nemorosa* und *A. ranunculoides*) wachsen horizontal-sympodial, bei *Hepatica* horizontal-monopodial. Bei ausdauernden Arten, deren oberirdische Sprosse jährlich bis zum Grunde absterben, erfolgt an der Sprossbasis aus den Achseln basaler Blätter die Sprosserneuerung. Diese Sprosserneuerung durch basale Seitensprosse kann zur vegetativen Vermehrung führen, bei *Ranunculus lingua* durch unterirdische und bei *Ranunculus repens* durch oberirdische Ausläufer. Zur Sprosserneuerung unter Ausbildung von Reservestoffgewebe in den untersten Sprossinternodien bzw. in den anschließenden Wurzelteilen führen auch die Knollen von *Aconitum*-Arten, die sich oft verzweigen, oder die Knollen von *Ranunculus bulbosus*. Sprosserneuerung durch sich ablösende Speicherorgane ermöglichen die blattachselständigen „Brutknospen“ bei *Ficaria*, die aus der Achselknospe und einer an dieser sprossbürtig gebildeten, eiförmigen Wurzelknolle bestehen. Auch das Speichergewebe kann also in verschiedenen Organen ausgebildet sein.

**Blattstellung.** Bei den Ranunculaceae wechselt die Blattstellung in der Entwicklung vom Sämling bis zur blühenden Pflanze in verschiedener Weise. Nach HACCIIUS (1950) folgt bei vielen Ranunculaceae auf die gegenständigen Keimblätter schraubige Blattstellung der Laubblätter und schließlich häufig eine gegenständige oder wirtelige Blattstellung im Bereich der Hochblätter. Ein derartiger Blattstellungswechsel ist innerhalb der Eudikotyledonen selten. *Clematis* hat an älteren Sprossachsen gegenständige, an Keim sprossen aber wechselständige Blätter.

**Blätter.** Die Blätter der Ranunculaceen sind besonders mannigfaltig. Das betrifft nicht nur die Blattfolge entlang einer Sprossachse, an der von unten nach oben verschiedene Blattformen aufeinander folgen (→ **Abb. 4**), sondern auch Vergleiche verschiedener Gattungen und Arten (→ **Abb. 3**). Ein Sonderfall der Mannigfaltigkeit der Blätter ist die ausgeprägte – offenbar mit den verschiedenen Lebensbedingungen zusammenhängende – Heterophyllie mancher Wasserhahnenfuß-Arten (*Ranunculus* subgen. *Batrachium*; s. WIEGLEB 2010 <http://www.flora-deutschlands.de/ranunculaceae.html>).

**Keimblätter.** Die Keimblätter haben normalerweise eine elliptische bis lanzettliche, ganzrandige Spreite. Die für Ranunculaceenblätter charakteristische fiedrige bzw. handförmige Struktur ist aber auch in den Keimblättern zu erkennen, allerdings nur in der Aderung. Die Adern der Keimblätter enden am Spreitenrand blind (ZIMMERMANN 1965). Häufig sind die Keimblattstiele zu sog. Cotyledonarscheiden miteinander verwachsen, am stärksten bei *Eranthis hyemalis*, wo sie als scheinbare Keimachse (Wurzel- und Sprossachsen-ähnlich) fast den gesamten Keimling ausmachen. Aber auch bei *Caltha*, *Pulsatilla*, manchen *Anemone*-Arten u. a. bilden die Keimblattstiele diese ± lange Scheide, die am Grund den



**Abb. 4** | Blattfolge (und Blütenstruktur) bei *Pulsatilla*: 1–2 Keimblätter, 3–5 Jugendblätter, 6–7 Laubblätter, 8–10 Knospenschuppen, 11–12 Hochblätter; Blüte: 13–14 Blütenhüllblätter (Tepalen), 15–16 Staminodien, 17–18 Staubblätter, 19–20 Fruchtblätter. Nach ZIMMERMANN (1953, Abb. 4)

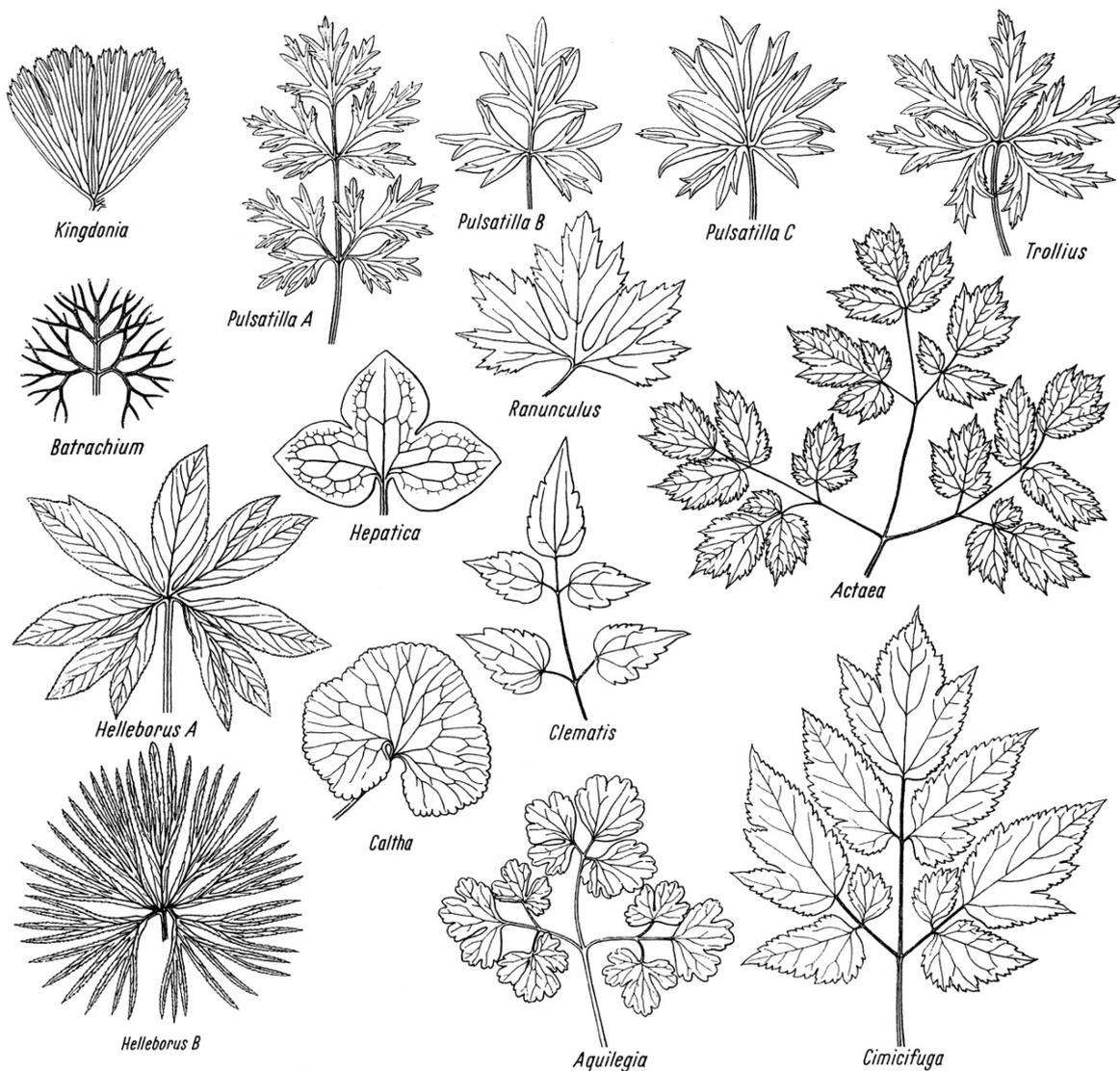
Sprossvegetationspunkt einschließt. Bei besonders enger Verwachsung der Keimblätter wird der Sprossvegetationspunkt dadurch frei, dass entweder (wie bei *Eranthis*) alles Keimblattgewebe oberhalb des Sprossvegetationspunktes vor dessen Austreiben abstirbt, oder dass (wie bei *Pulsatilla alpina*, *Anemone coronaria* und *Caltha*) der Keimspross die Keimblattscheide seitlich durchbohrt (ZIMMERMANN 1965). FÖRSTER (1997, 1999) konnte letzteres an verschiedenen *Anemone*- und *Pulsatilla*-Arten beobachten. FÖRSTERS (1997, 1999) sehr umfangreiche Untersuchungen an Arten von

*Callianthemum*, *Ranunculus*, *Ceratocephala*, *Myosurus*, *Trautvetteria* sowie an mehr als 100 Arten der Tribus Anemoneae zeigten, dass im wesentlichen zwei Keimlingstypen unterschieden werden können: 1. dicotyle Keimlinge mit kurzer Cotyledonarscheide und mit oberirdischer Keimung und gut entwickeltem Hypokotyl (bei der Mehrzahl der Ranunculaceae), 2. dicotyle Keimlinge mit sehr kurzer oder fehlender Cotyledonarscheide, mit unterirdischer Keimung und kurzem oder stark reduziertem Hypokotyl (z. B. *Anemone* z. T., *Adonis* z. T., *Callianthemum*, *Clematis* z. T., *Ranunculus* z. T., z. B. *R. cassubicus*). Die primären Blätter sind bei beiden Typen wechselständig, nur bei *Clematis* (Typ 2) gegenständig (an Keim sprossen wechselständig). Abweichend von diesen beiden Haupttypen können auch Zwischenformen auftreten. So treten beispielsweise bei *Ranunculus pyrenaicus*, *R. amplexicaulis*, *Callianthemum* und Arten von *Adonis* sect. *Consiligo* (z. B. *A. vernalis*) sehr lange Cotyledonarscheiden verbunden mit unterirdischer Keimung auf. An den Keimblättern lassen sich zahlreiche Anomalien beobachten. So hat FÖRSTER (1997, 1999) bei *Ranunculus*-, *Anemone*-, *Pulsatilla*- und *Clematis*-Arten immer wieder einkeimblättrige Sämlinge beobachtet, wobei die Keimblätter auch zweiteilig sein können. Einkeimblättrigkeit kann bei Dikotylen durch kongenitale Verwachsung der beiden Keimblätter (= Syncotylie) oder durch den Verlust eines Keimblatts (= Heterocotylie, als Folge einer zunehmenden Anisocotylie) entstanden sein. Siehe ausführliche Diskussion bei TAMURA (1995 b).

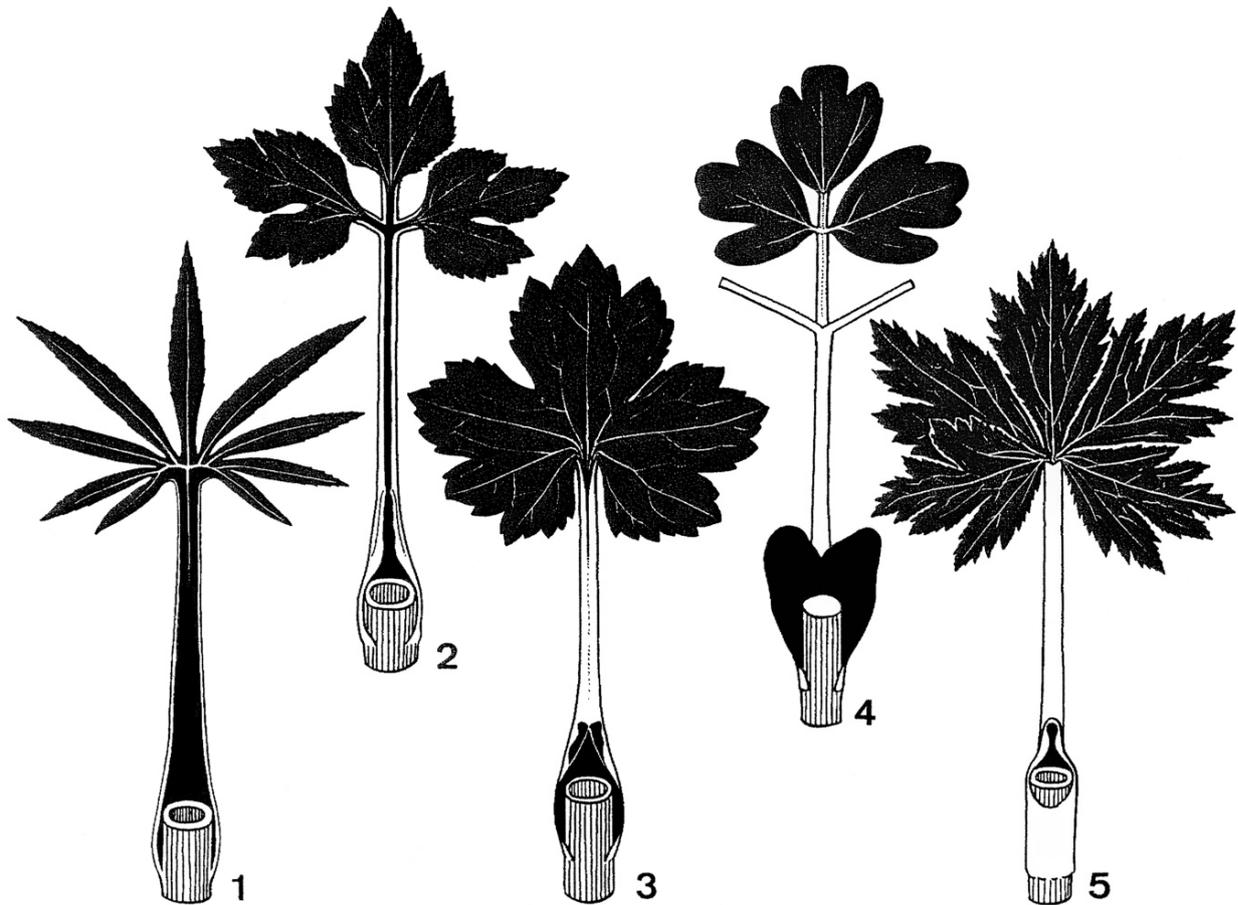
Auch syncotyle (*R. auricomus*, *R. serbicus*), schizocotyle (*R. alpestris*, *R. muricatus*, *Pulsatilla vulgaris*), tricotyle (*R. montanus*, *R. repens*, *R. sardous*) und polycotyle Sämlinge können auftreten. Die einzigen nahezu konstant einkeimblättrigen Vertreter sind *Ficaria verna*, *R. glacialis* (FÖRSTER 1997), *Anemone blanda*, *A. apennina* (FÖRSTER 1999) und nach TAMURA (1995 b) wohl auch noch *Anemone flaccida* sowie *Eranthis pinnatifida*. Es ist nicht immer eine Übereinstimmung zwischen der Zahl der Keimblätter und der Zahl der Leitbündel festzustellen. Ein Beispiel für gute Übereinstimmung ist *Ranunculus bupleuroides*. Hier sind zwei Leitbündel in der Cotyledonarscheide erkennbar, die am Cotyledonarknoten in die beiden Keimblätter abzweigen. Auch die Primärwurzel zeigt einen diarchen Bau. Auch eine tricotyle Keimpflanze von *Ranunculus constantinopolitanus* kann in der Wurzel den triarchen Bau zeigen. Es kann aber auch Abweichungen geben, wie z. B. bei schizocotylen Keimpflanzen von *R. constantinopolitanus* mit diarchen Primärwurzeln. Keimpflanzen mit nur gespaltenen Spreite wiesen dagegen stets diarche Primärwurzeln auf. Schließlich konnte FÖRSTER (1997) an den jungen Keimpflanzen von *R. glacialis* und *Ficaria verna* beobachten, dass die Organanlage der Entwicklung des Leitgewebes vorseilt. So sind die Keimblätter bereits vollständig differenziert, wenn das Leitgewebe noch völlig undifferenziert ist.

**Niederblätter/Hochblätter.** Niederblätter (Kataphylle), oft als Knospenschuppen ausgebildet, sind besonders bei Geophyten (z. B. *Pulsatilla*) deutlich ausgebildet. Solche Knospenschuppen zusammen mit den Basen vorjähriger Laubblätter leiten die später auswachsenden Jahrestriebe ein. Bei diesen Niederblättern bzw. Knospenschuppen ist die Spreite und vor allem der Blattstiel stark reduziert. Die Außenschichten des scheidenförmig ausgebildeten basalen Teils schirmen durch verdickte Zellwände die Knospen nach außen mechanisch ab; das parenchymatische Innengewebe ist dagegen oft zu Hohlräumen aufgelöst, die der Isolation gegen Kälte dienen. Zusammen mit anderen Hüllorganen kann so in Knospen während des Winters und Vorfrühlings die Temperatur 9 und mehr Grad über der Außentemperatur liegen. Ähnlich den Niederblättern sind die Hochblätter an Sprossen von *Helleborus foetidus* gestaltet; bei diesen mehrjährigen Sprossen hüllen sie den Winter über die im Frühjahr austreibenden Blütenstände ein. Auch vereinfachte Blätter im Blütenstandsbereich, egal ob mit oder ohne Achselprodukt, sind Hochblätter.

**Laubblätter.** Die Laubblätter sind fast immer in einen (meist scheidenförmigen) Blattgrund, einen Blattstiel und eine Blattspreite gegliedert. Blattscheiden treten besonders bei den basalen Blättern der Geophyten mit gut entwickelten Rhizomen (*Anemone*) auf. Bei gut ausgebildeten Scheiden können sich deren Ränder an beiden Seiten sogar zu häutigen Öhrchen erweitern. Diese nebenblattartigen Bildungen am Blattgrund sind in manchen Fällen nicht von echten Nebenblättern zu unterscheiden, wie z. B. bei *Ranunculus polyphyllus*, *R. lenormandii*, *Aquilegia*, *Isopyrum* (hier besonders auffällig, „Pseudostipeln“), *Ranunculus* subgen. *Batrachium*, *Thalictrum* (→ **Abb. 6**). Bei *Caltha*, *Trollius* und einigen *Ranunculus*-Arten können die Ränder des scheidenförmigen Blattgrunds sogar zu einer geschlossenen Scheide verwachsen (→ **Abb. 6**, TAMURA 1995 b). Entlang der Achse werden häufig unten relativ einfache Blätter (Primär- und Jugendblätter), dann komplexere und dann wieder einfache Blätter ausgebildet.



**Abb. 5** | Laubblätter der Ranunculaceae: *Kingdonia uniflora* (eine Blatthälfte), *Pulsatilla A* = *Pulsatilla vulgaris*, *Pulsatilla B* = *P. grandis* (Jugendblatt), *Pulsatilla C* = *P. patens*, *Trollius europaeus*, *Batrachium* = *Ranunculus* (subgen. *Batrachium*) *circinatus*, *Ranunculus lanuginosus*, *Hepatica nobilis*, *Actaea spicata*, *Helleborus A* = *H. odoratus* subsp. *atrorubens*, *Helleborus B* = *H. multifidus*, *Caltha palustris*, *Clematis vitalba*, *Aquilegia vulgaris*, *Cimicifuga* (= *Actaea*) *foetida*. Nach ZIMMERMANN (1965, Abb. 92)



**Abb. 6** | Blattgrund und Blattstiel von 1 *Helleborus orientalis*, bifacialer Stängelblattstiel, 2 *Ranunculus silerifolius*, bifacialer Stängelblattstiel, 3 *Ranunculus japonicus*, unifacialer Blattstiel eines Grundblattes, 4 *Isopyrum thalictroides*, unifacialer Stängelblattstiel mit ventralen nebenblattartigen Erweiterungen (Pseudostipeln), 5 *Trollius riederianus* var. *japonicus*, unifacialer Blattstiel eines Grundblattes mit Blattscheide. Nach TAMURA (1995, Fig. 2.4.1)

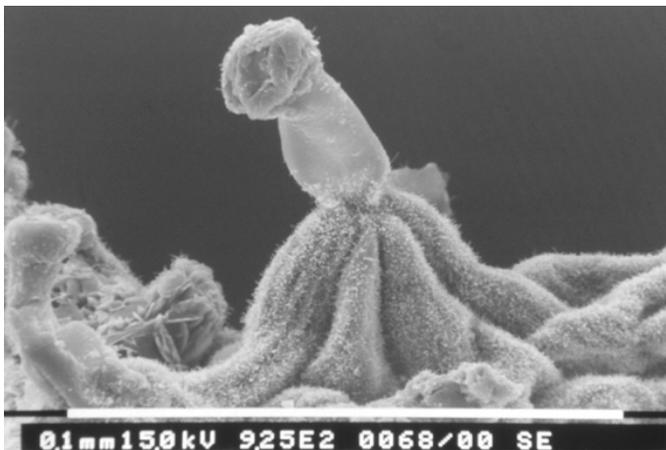
Die Entwicklung der Blätter (TROLL 1937, ZIMMERMANN 1965, HAGEMANN 1970, KÜRBS 1973) beginnt mit einem Blattprimordium, das immer von einem Randmeristem umgeben ist. Der erste Entwicklungsschritt zu einem Fiederblatt liegt in einer Dreiteilung (Ternation), durch die dieses Randmeristem in drei annähernd gleiche Teile gegliedert wird. Kommt es während der gesamten Entwicklung nur zu einer Ternation, entstehen einfach dreiteilige Spreiten, wie sie z. B. bei Primärblättern und Hochblättern vorliegen. Fällt diese erste Ternation aus, entstehen Blätter wie z. B. die ungeteilte Spreite von *Caltha palustris* (→ **Abb. 5**). Nach der ersten Ternation gibt es vier Entwicklungsmöglichkeiten:

1. Der Mittelteil wird gefördert, die beiden Seitenteile sind gehemmt. So entstehen die Fiederblätter von z. B. *Nigella damascena*. Die Fiedern höherer Ordnung werden in akropetaler Folge (von der Basis zur Spitze hin) ausgegliedert (*Pulsatilla vulgaris*, *Nigella damascena*, → **Abb. 5**).
2. Die Seitenteile werden gefördert, der Mittelteil ist gehemmt, obwohl auch er noch weiteren Teilungen unterliegen kann. So entstehen die Blattspreiten von z. B. *Eranthis hyemalis*, *Aconitum napellus* und *Trollius europaeus* (→ **Abb. 5**).

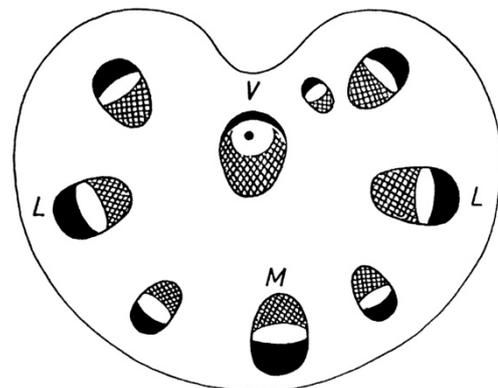
3. Der Mittelteil bleibt eine Fieder 1. Ordnung, die Seitenteile werden nur am unteren Rand extrem gefördert, so dass nur dort Fiedern höherer Ordnung entstehen. So entstehen die fußförmig gefiederten (pedaten) Blätter von *Helleborus niger* (→ **Abb. 5**).
4. Wenn in allen drei Bereichen mehrfache Ternation stattfindet, entstehen die polyternaten Blätter von z. B. *Thalictrum aquilegifolium* und *Aquilegia alpina* (→ **Abb. 5**).

Sonderformen in der Blattmorphologie sind selten: z. B. binsenartige Blätter bei dem auf den Kerguelen-Inseln endemischen *Ranunculus moseleyi*; peltate Blätter, wie z. B. bei *Ranunculus cooperi* und *R. baurii*, leiten über zum neuseeländischen *Ranunculus lyallii* mit großen, in der Mitte beckenartig eingesenkten *Nelumbo*-ähnlichen Blättern. Peltate und tütenförmige Blätter finden sich allerdings gelegentlich auch bei heimischen Vertretern, z. B. *Ranunculus montanus*, *R. hybridus*, *R. thora*.

**Blattanatomie.** Die Spaltöffnungen gehören zum Ranunculaceen- oder anomocytischen Typ, bei dem besonders gestaltete oder gelagerte Nebenzellen fehlen. Bei der Mehrzahl der Ranunculaceen finden sich die Spaltöffnungen hauptsächlich auf der Blattunterseite, z. B. bei *Pulsatilla*, oder fast ausschließlich auf der Unterseite, z. B. bei *Ranunculus alpestris*, *R. flammula* u. a., oder nur auf der Oberseite bei den Schwimmblättern von *Ranunculus* subgen. *Batrachium*. Eine ungewöhnliche Anordnung zeigen Spaltöffnungsbänder bei *Ranunculus illyricus* und *Pulsatilla albana* subsp. *georgica* (ZIMMERMANN & BACHMANN-SCHWEGLER 1962). Meist sind die Haare der Ranunculaceen einzellig (ausnahmsweise bei *Pulsatilla* 5–8-zellig) und spitz. Ausnahmen sind keulenförmige Haare auf manchen Keimblättern und in Laubblattrinnen, ferner Drüsenhaare mit abgesetzten Köpfchen (→ **Abb. 7**) bei *Thalictrum*, Zwillingshaare in Rinnen der Blattoberseite von *Ranunculus repens* und auf der Blattunterseite von *Ranunculus aquatilis*. Im Parenchym bemerkenswert sind Armpalisadenzellen des Assimilationsgewebes, z. B. bei *Caltha palustris*, *Trollius europaeus*, *Aconitum napellus*, *Clematis integrifolia* und *Anemone sylvestris*.



**Abb. 7** | Drüsenhaar von *Thalictrum foetidum* auf epidermalem Höcker. REM-Foto: M. LÜCHOW & R. HAND

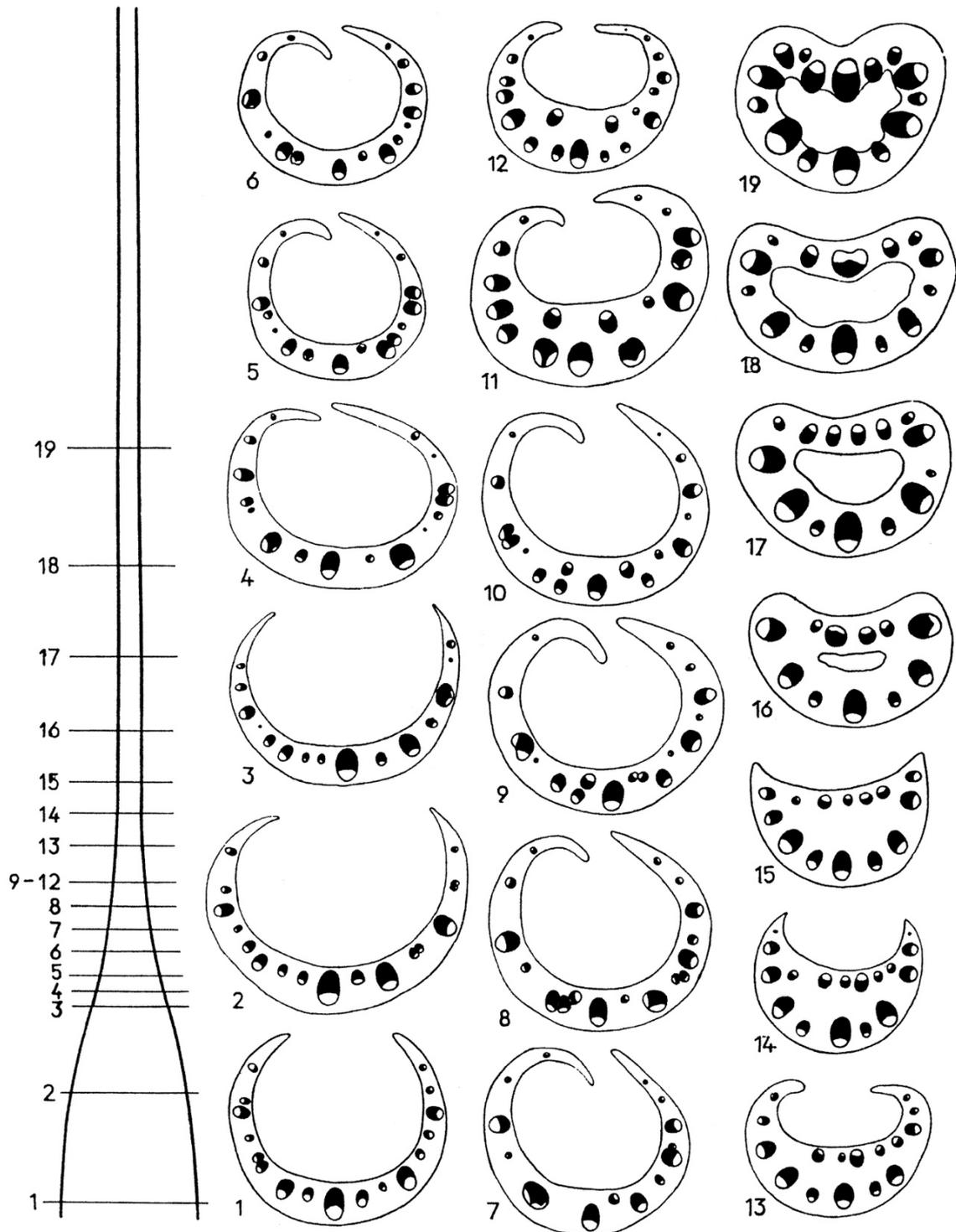


**Abb. 8** | Querschnitt eines Blattstiels von *Pulsatilla*: V = Ventralbündel (der tragenden Achse zugekehrt), bei der hier dargestellten *P. albana* subsp. *georgica* (= *P. georgica*) mit Fasern (schwarz) zentral im Siebteil (weiß), M = Medianbündel, L = Lateralbündel; Kreuzschraffur = Holzteil, weiß = Siebteil, schwarz = Faserstrang. Aus Zimmermann (HEGI III/3, 1974, Fig. 45)

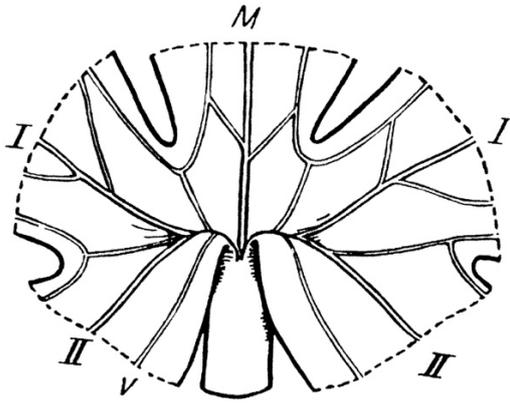
Über einem aus der Blattbasis in die Sprossachse eintretenden Blattspurstrang entsteht ein leitgewebefreier Bereich, die Blattlücke (= Lakune). Der trilacunär-dreispurige Blattknoten ist bei den normalen Laubblättern der Ranunculaceae der häufigste. Der bei *Actaea* z. T., *Adonis*, *Aquilegia*, *Thalictrum* u. a. verbreiterte Blattgrund hat u. U. mehr als 10 Blattspuren, die dann einen plurilacunär-vielspurigen Knoten bilden (weitere Einzelheiten zu einigen Gattungen der Ranunculaceae siehe EZELARAB & DORMER 1963). *Coptis japonica* hat einen pentalacunär-sechs- oder achtspurigen Knoten. In Gattungen mit höherzähligen Knoten an den ersten Blättern haben die Keimlinge aber auch nur trilacunär-dreispurige Knoten. Bei *Hepatica* ist der Knoten unilacunär-zwei- bis vierspurig (TAMURA 1995 b).

In der Blattstielanatomie und in der Spreitenbasis sind die vielfachen Anklänge an eine radiäre Struktur, insbesondere radiäre Anordnung der Leitbündel bemerkenswert (→ **Abb. 8**). Die Blattstielumrisse können dabei (trotz kreisförmiger Lage der Leitbündel) abgeplattet oder auf der Oberseite konkav sein wie bei typischen dorsiventralen Blattstielen, z. B. bei *Aconitum* sect. *Aconitum*, *Caltha*, vielen *Anemone*-, *Pulsatilla*- und *Clematis*-Arten. In anderen Fällen ist die Übereinstimmung deutlicher. So sind bei *Helleborus foetidus* auch in der Stielmitte die Leitbündel halbkreisförmig angeordnet und der Stiel ist äußerlich rinnig. Die vollrunden Blattstiele von *Trollius*, *Isopyrum* und *Aquilegia* haben einen Leitbündelkreis.

Die mehr oder weniger radiäre Leitbündelanordnung kommt anscheinend auf verschiedene Weise zustande. Das zeigen Schnittserien von der Basis der Blattstiele bis zur Stielmitte (→ **Abb. 9**). Z. B. liegen bei *Pulsatilla* die Leitbündel an der Stielbasis – entsprechend dem halbstängelumfassenden Blattgrund – in einem offenen Halbkreis. Etwas höher (→ **Abb. 9, 7-9**) spalten die mittleren Bündel des Halbkreises Bündel ab, die unter Drehung um 180° an die Oberseite des Blattstiels gelangen und so den Halbkreis zu einem Vollkreis schließen. Ähnlich bilden wohl z. B. bei *Delphinium* und *Aconitum* die Leitbündel einen Vollkreis durch Abspaltung aus den mittleren Abschnitten. Bei *Helleborus niger* dagegen scheint sich der Leitbündelkreis auf andere Weise zu bilden. Hier neigt der Halbkreis mit den Flankenbündeln mehr und mehr zusammen, bis schließlich diese Flankenbündel das Schlussstück eines Vollkreises bilden. Aus diesem Grunde spricht man hier manchmal von unifazialen Blattstielen, also von Blattstielen mit angeblich „fehlender“ Oberseite. Alle kreisförmig gelagerten Bündel kehren ihren Siebteil – wie beim Leitbündelsystem radiärer Stängel – nach außen. Das ist unabhängig davon, wie die radiäre Anatomie zustande kommt und davon, ob sich oben und unten am Blattstiel in anderen Merkmalen, z. B. der äußeren Gestalt, der Parenchym-Beschaffenheit oder der besonderen Anatomie des Ventralbündels (→ **Abb. 8**) unterscheiden. Radiäre Strukturen zeigen manchmal auch die Rhachisabschnitte in Fiederblättern, z. B. von *Pulsatilla*. Bei den mehr oder weniger radiären Blattstielen schließt häufig die Blattspreitenbasis tütenförmig an den Stiel an (→ **Abb. 10**). Ein auffälliges Merkmal der Ranunculaceen ist der den Siebteil V-förmig oder halbkreisförmig umfassende Holzteil. Im Extremfall können sogar konzentrische Bündel auftreten, wie z. B. im Blattstiel von *Actaea simplex* (= *Cimicifuga* s.; TAMURA 1962). Die Leitbündel werden auf verschiedene Weise durch Fasern verstärkt. Dabei kommt es vereinzelt zu einer bei den Gefäßpflanzen ganz ungewöhnlichen Lagerung der Faserbündel mitten im Siebteil (→ **Abb. 8**). Die Aktivität des Kambiums ist generell schwach und die Stängel daher in der Regel krautig.



**Abb. 9** | Querschnittserie (1–19) durch den Blattgrund und den Blattstiel von *Pulsatilla vulgaris*: links Aufsicht auf den Blattstiel mit Kennzeichnung der Schnittebenen, rechts die Schnitte; in den Schnitten 7–12 ist erkennbar, wie durch Abspaltung einzelner Bündel und deren Wachstum zur adaxialen Seite eine radiäre Anordnung der Bündel zustande kommt. Schwarz = Holzteil, weiß = Siebteil. Nach ZIMMERMANN-HAUSER (1961; Zeitschrift für Botanik 49: 499)



**Abb. 10** | *Delphinium elatum*: Tütenförmiger Ansatz der Spreite am Blattstiel. M = Medianader, I und II = Lateralader erster und zweiter Ordnung, V = zum Ventralbündel des Blattstiels führende Adern. Nach SCHRÖDINGER (1914, Abb. 6 A)

TAMURA (1995 b) unterscheidet nach der Leitbündelanordnung im mittleren Teil der Blattstiele vier Typen:

- a) Dorsiventraler Typ: Ein ventrales Bündel fehlt, und die Bündel sind in einem Bogen angeordnet. Unterschiede ergeben sich durch die Bündelanzahl und deren Größe (*Anemone narcissiflora*, *Myosurus*, *Ranunculus* subgen. *Batrachium*, *Nigella damascena*).
- b) Dorsiventral-zerstreuter Typ: Ein ventrales Bündel fehlt, und die zahlreichen Bündel sind unregelmäßig angeordnet (*Anemone rivularis*).
- c) Radiärer Typ: Ein oder mehrere ventrale Bündel sind vorhanden (*Caltha palustris*, *Aquilegia*, *Thalictrum*, einige *Clematis*-Arten).
- d) Radiär-zerstreuter Typ: Neben ventralen Bündeln sind auch zentrale Bündel vorhanden, wobei die Anzahl, Größe, Position und Lage der zentralen Bündel variiert (*Anemone nemorosa*, *Actaea*).

**Blütenstände.** Die verschiedenen Blütenstände der Ranunculaceae sollen hier nur kurz beschrieben werden. Eine typologische Darstellung und Interpretation der Merkmalsprogression der Blütenstände findet man bei TROLL & WEBERLING (1989)<sup>4</sup>. Die häufigsten Formen des Blütenstandes sind die Rispe, der Thyrsus, die Traube bzw. Doppeltraube und die Einblütigkeit. Bei den Rispen, deren Haupt- und Seitenachsen in Blüten enden, nimmt der Verzweigungsgrad der Seitenachsen von oben nach unten zu. Beispiele für reich verzweigte Rispen gibt es in der Gattung *Thalictrum*. Beim Thyrsus (bei Vorhandensein einer Endblüte an der Hauptachse von manchen Autoren auch als Thyrsoid bezeichnet) sind die Seitenachsen der monopodialen Hauptachse cymös, d.h. sie verzweigen sich nur aus den Vorblattachsen, wie z. B. bei *Aquilegia vulgaris*. Gute Beispiele für Thyrsen finden sich auch bei *Ranunculus acer* und besonders reich verzweigt bei *R. sceleratus* und *R. fluitans*. Bei der häufig kultivierten *Anemone hepatica* (*Eriocapitella hepatica*, *A. japonica*) sind doldenartige Thyrsen ausgebildet, besonders deutlich in der f. *cymosa*, bei welcher ein vierzähliger Scheinwirtel kurzgestielter Stängelblätter dicht an die mit langem Endinternodium ausgestattete Terminalblüte herangerückt ist. Da diese vier Blätter in ihren Achseln cymös verzweigte Seitenachsen tragen, deren unterste Achsenabschnitte kurz bleiben, während die Blüten langgestielt sind, erhält die Infloreszenz ein doldenartiges Aussehen. Dies wird noch dadurch hervorgehoben, dass das vorausgehende Hauptachseninternodium zu einem Schaft verlängert ist. Bei geringer Verzweigung können sich Rispe und Thyrsus angleichen, so dass keine scharfen Grenzen zwischen den beiden Formen mehr bestehen. Verbreitet sind bei den Ranunculaceae auch verarmte

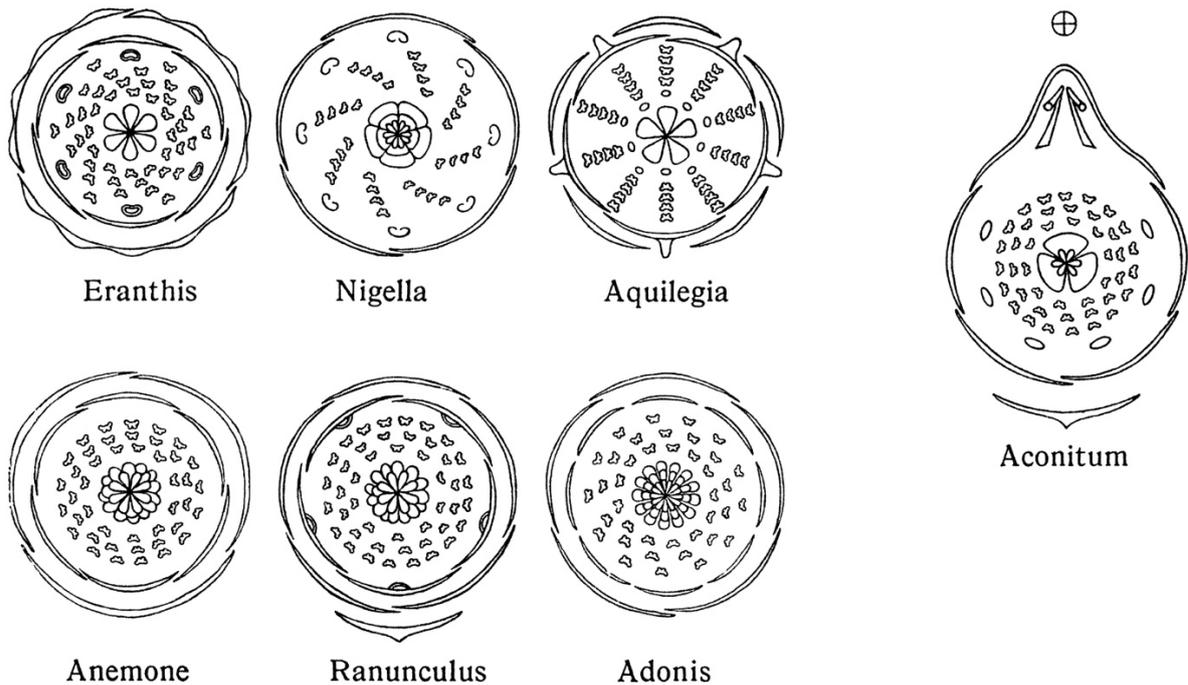
<sup>4</sup> Für eine frühere Fassung dieser Arbeit wurde die Darstellung der Blütenstände von Prof. Dr. FOCKO WEBERLING (1926–2009) verfasst. Die vorliegende Darstellung hat diese als Grundlage benutzt, aber sehr stark verändert.

Rispen in ihren zahlreichen Abwandlungen bis hin zu traubenähnlichen Blütenständen mit Endblüte. Trauben ohne Endblüte sind in der Familie nur bei den durch zygomorphe Blüten ausgezeichneten Gattungen *Delphinium* und *Aconitum* ausgebildet. Bei *Actaea*, *Xanthorrhiza* sowie *Isopyrum* treten Infloreszenzformen auf, bei denen der Endabschnitt der Hauptachse von einer großen Zahl traubenartig angeordneter Einzelblüten eingenommen wird. Die diesem Abschnitt vorausgehenden Seitenäste weisen dieselbe Struktur auf. Bei *Actaea cimicifuga* (*Cimicifuga foetida*) ist die Endblüte meist noch vorhanden, sie kann allerdings auch fehlen. Die Infloreszenzen von *Actaea japonica* (= *Cimicifuga j.*) und *A. dahurica* (= *Cimicifuga d.*) hingegen zeigen den Aufbau einer aus terminaler und seitlichen Trauben bestehenden Doppeltraube. Bei *Isopyrum* und den eng verwandten Gattungen *Enemion* und *Semiaquilegia* lassen sich Arten unterscheiden, von denen die Infloreszenzen der einen Gruppe über eine Terminalblüte verfügen (z. B. *Semiaquilegia adoxoides*), während bei denen der anderen eine Terminalblüte fehlt (z. B. *Isopyrum thalictroides*, TROLL & WEBERLING 1989).

Reduktion der Infloreszenz kann bis zur Einblütigkeit (Uniflorie) fortschreiten. Dabei kann man zwischen fakultativer und obligater Uniflorie unterscheiden. Fakultative Uniflorie ist bei *Ranunculus* häufig, so bei *R. gramineus*, *R. illyricus*, *R. thora* und *R. alpestris*, eigentlich wenigblütigen Arten, deren Infloreszenzen jedoch oft auf die Terminalblüte reduziert sind. Auch Wasser- oder Nährstoffmangel kann zu Einblütigkeit führen. Bei dem sonst meist reichblütigen *Ranunculus sceleratus* wird unter ungünstigen Lebensverhältnissen manchmal nur die Terminalblüte ausgebildet, und ähnliches gilt für *Nigella damascena*. Besonders häufig findet man einblütige Hungerformen bei *Myosurus minimus* und *Ceratocephala falcata*. Bei *Anemone nemorosa* sind einblütige Infloreszenzen die Regel, nur selten werden zweiblütige Exemplare gefunden. *Anemone ranunculoides* dagegen weist außer der Terminalblüte meist noch eine, in seltenen Fällen sogar drei (bis fünf?) Seitenblüten auf, wobei aus den Vorblattachsen noch ein bis zwei weitere Blüten hervorgehen können. Obligat einblütig sind unter den mitteleuropäischen Ranunculaceen *Eranthis hyemalis* und *Pulsatilla vulgaris*, was bei letzterer aber nur für den Primärsporn gilt.

Von der Art der Verzweigung abgesehen wird die Form der Blütenstände durch die unterschiedliche Länge der Hauptachseninternodien und die unterschiedliche Förderung in der Ausbildung der Seitenachsen beeinflusst. Häufig sind die untersten oder mittleren Seitenachsen eines Blütenstandes am stärksten gefördert. Dem steht die Förderung der obersten Seitenachsen gegenüber, die ungeachtet ihrer geringen Knotenzahl die längsten und kräftigsten sind. Bei *Ranunculus sceleratus* und *R. arvensis* werden nicht selten nur die obersten Seitenachsen gebildet. Hinsichtlich der Internodienlänge ist besonders die Ausbildung eines Schaftes hervorzuheben, eines sehr stark verlängerten Internodiums. Ein solcher Schaft kann bestimmte Infloreszenzabschnitte oder als verlängertes Endinternodium nur die Terminalblüte aus dem laubigen Bereich der Pflanze herausheben, z. B. bei *Myosurus minimus* und *Ceratocephala falcata*.

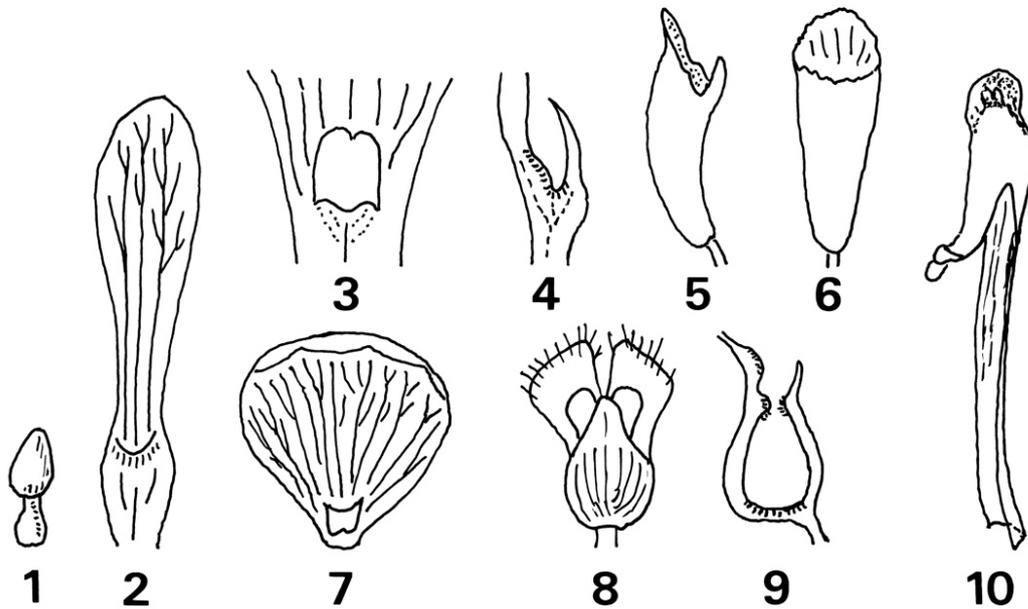
**Blütenhülle.** Die Benennung der unterschiedlichen Blütenhüllorgane in der Familie hat in der Vergangenheit zu viel Verwirrung geführt. Das rührt vor allem daher, dass die Identität der sehr unterschiedlich ausgebildeten nektarsekretierenden Organe unklar war. PRANTL (1887) führte für solche Organe den Begriff der Honigblätter (= Nektarblätter) ein. Damit sollte diese Unsicherheit behoben werden, denn die den üblichen Petalen sehr unähnlichen röhrenförmigen Gebilde von z. B. *Helleborus* hatten so eine eindeutige Bezeichnung. In der Folgezeit sorgte dieser Begriff aber eher für Verwirrung als für Klarheit. Nach TAMURA (1995 b) ist eine generelle und eindeutige Orientierung jedoch denkbar einfach. Alle Blütenorgane, die zwischen einer äußeren Serie von blattartigen Blütenhüllblättern und



**Abb. 11** | Verschiedene Blütendiagramme der Ranunculaceae. Bei dem Diagramm von *Adonis* ist zu beachten, daß die Kronblätter (innerer Kreis) weniger regelmäßig angeordnet sind als abgebildet. Nach einem Entwurf von TH. ARZT

den Staubblättern angeordnet sind, werden als Petalen bezeichnet, egal ob sie Nektar produzieren oder nicht. Die Bezeichnung dieser Organe als Blütenblätter wird durch entwicklungsgenetische Befunde stark unterstützt (RASMUSSEN et al. 2009), auch wenn sie in ihrer Entwicklung häufig stark Staubblättern ähneln (HIEPKO 1965, ERBAR et al. 1998). Dementsprechend soll hier auch nur der Begriff Kronblatt verwendet werden, auch wenn viele andere Autoren nach wie vor von Honig- oder Nektarblättern sprechen. Es treten also bei den Ranunculaceae keine zusätzlichen Blütenorgane im Sinne von Nektar- oder Honigblättern auf, sondern es hat lediglich innerhalb der üblichen Blütenorgane ein Funktionswandel stattgefunden. So kann beispielsweise die Schaufunktion ganz auf die Sepalen übergehen (*Helleborus*) und die Petalen dienen als schlauchförmige Gebilde ausschließlich der Nektarproduktion, oder die Petalen übernehmen die Schaufunktion und bilden zusätzlich an offenen oder durch Schüppchen verdeckten Gruben den Nektar (*Ranunculus*-Arten). Damit besteht die Blütenhülle der Ranunculaceae entweder aus gleichartigen Blütenhüllblättern, Tepalen, wie z. B. bei *Caltha*, *Anemone*, *Pulsatilla* und (meist) *Clematis*, oder die Blütenhülle besteht aus Kelch und Krone. Dabei können die Kelchblätter häufig kronblattartig gefärbt sein (petaloid), und die Kronblätter können Nektar sekretieren oder auch nicht. Kronblätter ohne Nektarsekretion findet man z. B. bei *Actaea* und *Adonis*. Beispiele für eine doppelte,  $\pm$  verschiedenblättrige Blütenhülle sind *Adonis*, viele *Ranunculus*-Arten, *Aquilegia* mit kronblattartig gefärbten Sepalen und langgespornten Kronblättern, die zygomorphen Blüten von *Delphinium* und *Aconitum* mit kronblattartig gefärbten Sepalen und nur teilweise nektarsekretierenden Kronblättern ( $\rightarrow$  **Abb. 11**), *Myosurus* mit gespornten Sepalen und grünlich-gelben Kronblättern, *Helleborus* und *Eranthis* mit farbigen Sepalen und zweilippigen bzw. becherförmigen Kronblättern.  $\rightarrow$  **Abb. 12** gibt einen Überblick über die verschiedenen Kronblätter mit Nektarsekretion. Die kompliziertesten nektarsekretierenden Kronblätter („Saftmaschinen“, SPRENGEL 1793) hat *Nigella*. Der sichtbare Schauapparat der heimischen Arten entspricht den Sepalen, während die kleinen nektar-

sekretierenden Kronblätter optisch den Charakter von Saftmalen haben. Bei der mediterranen *Nigella*-Untergattung *Garidella* sind diese Kronblätter sogar größer als die Sepalen. *Nigella damascena* besitzt zusätzlich eine äußere Hülle aus gefiederten Hochblättern (→ **Abb. 13**).



**Abb. 12** | 1 Staminodium von *Pulsatilla vulgaris* (x 25), nektarsekretierende Kronblätter von 2 *Trollius europaeus* (x 7), 3–4 *Ranunculus acris* (x 7), 4 längs, 5–6 *Helleborus* (x 6), von der Seite und von vorn, 7 *Ranunculus flammula* (x 5), 8–9 *Nigella damascena* (x 2), 9 längs, 10 *Aconitum* (x 2). Original: V. MELZHEIMER nach GRAF (1984)



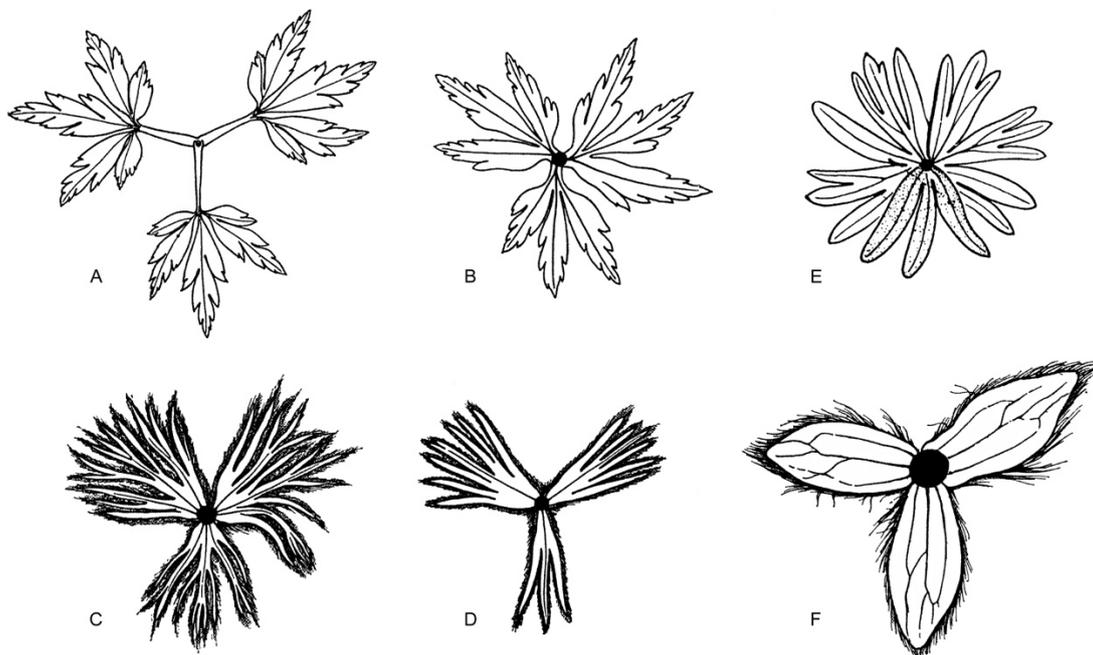
**Abb. 13** | Unterschiedlicher Grad der Verwachsung der einzelnen Bälge bei *Nigella*; links: *N. arvensis*, Mitte: *N. sativa*, rechts: *N. damascena* (mit Hochblattwirtel) Foto: A. TITZE

Die Interpretation und dementsprechend Bezeichnung der Blüten mit gleichartigen Blütenhüllblättern ist unterschiedlich. Eine solche Blütenhülle wird von HIEPKO (1965) als Kelch interpretiert. Dann wären Gattungen mit einer aus gleichartigen Blütenhüllblättern bestehenden Blütenhülle, wie *Caltha*, *Anemone*, *Pulsatilla* und (meist) *Clematis*, apetal, d.h. Petalen fehlen, und die Blütenhüllblätter müssten als Sepalen bezeichnet werden (TAMURA 1995). Andere Autoren (SOLTIS et al. 2018) fassen die Blütenhülle ohne weitere Interpretation als einfache Blütenhülle auf und bezeichnen die Organe als Tepalen.

Der bei *Hepatica*- und *Anemone*-Arten oft unterhalb der Blüte anzutreffende meist 3-zählige Laubblattwirtel bildet oft ein kelchähnliches Involukrum (→ **Abb. 14**). Wegen des im ausgewachsenen Zustand deutlich ausgebildeten Internodiums zwischen dem Involukrum und den kronblattartigen Blütenhüllblättern kann jedoch nicht von einem Kelch gesprochen werden (HIEPKO 1965).

Die Organe der Blütenhülle sind fast immer voneinander frei (nur bei *Delphinium* z. T. sind zwei Kronblätter miteinander verwachsen), und sie können schraubig (z. B. *Adonis*, *Helleborus*, *Nigella*, *Eranthis*) oder wirtelig (z. B. *Ranunculus*, *Isopyrum*, *Aquilegia*) angeordnet sein.

Die Leitbündelversorgung ist bei Tepalen und Kelchblättern variabel. Sie sind meist trilacunär-dreispurig, manchmal unilacunär-dreispurig. Bei *Anemonopsis* sind sie tri- oder multilacunär-einspurig, während bei *Actaea simplex* (= *Cimicifuga* s.) und *Ranunculus reptans* die Sepalen unilacunär-einspurig sind. Bei *Anemone nemorosa* und *Anemone ranunculoides* sind die Tepalen unilacunär-dreispurig (bei der letzteren sind die inneren zwei der fünf Sepalen oft jedoch nur einspurig). Die Petalen sind hinsichtlich ihrer Leitbündelversorgung wie die Staubblätter unilacunär-einspurig.



**Abb. 14** | Hochblattwirtel von A *Anemone nemorosa*, B *Anemone ranunculoides*, C *Pulsatilla vulgaris*, D *Pulsatilla grandis* (wenigzipflige Form), E *Eranthis hyemalis*, F *Hepatica nobilis* (A, B, D, E 2/5 nat. Gr., C 2/3 und F 5/2 nat. Gr.). Nach ZIMMERMANN (1932)

Die Anzahl der Blütenhüllblätter schwankt in der Familie meist zwischen 5 und 10, jedoch sind besonders in der Gattung *Anemone* höhere Zahlen (bis über 20) möglich (*Anemone nemorosa* 6, *Anemone baldensis* 8–10, *Anemone apennina* 12–14, *Anemone blanda* 16–20, *Anemone pavonina* mehr als 20). Bei erblich bedingten Unterschieden, z. B. bei Varietäten mit gefüllten Blüten, ist die Zahl der Blütenhüllblätter vielfach auf Kosten der Staubblätter gesteigert, während bei modifikatorischen Änderungen die Blütenorganzahlen sich gleichsinnig ändern, dann nimmt mit steigender Zahl der Hüllblätter auch die Staubblattzahl zu. Die Knospendeckung der Blütenhülle ist bei *Clematis* dachig, sonst klappig.

Es ist auffällig, dass in der Familie Dreizähligkeit der Blütenorgane häufiger auftritt als oberflächlich zu vermuten ist. So hat z. B. *Eranthis* sechs Sepalen, viele Arten der Anemoneae haben zwei dreizählige Kreise, *Ranunculus parviflorus* hat zwar meistens fünf Sepalen, die Anzahl der Petalen streut jedoch von null bis fünf um die am häufigsten vorkommende Zahl drei. SALISBURY (1972 zitiert nach TAMURA 1995 b) konnte zeigen, dass die Auszählung der Stamina und Fruchtblätter bei *Anemone nemorosa*, *Eranthis hyemalis*, *Helleborus foetidus* und *Ficaria verna* trotz aller Streuungen meist ein Vielfaches von drei zeigten. TOBE (1987, zitiert nach TAMURA 1995 a) konnte jedoch durch seine Untersuchungen an *Anemone narcissiflora* und *Clematis terniflora* eine derartige Tendenz nicht bestätigen. Dreizähligkeit der Blütenorgankreise ist in den Berberidaceae, den engsten Verwandten der Ranunculaceae, der häufigste Zustand und kommt auch in anderen Familien der Ranunculales vor.

**Ontogenie der Blütenhülle.** In der Ontogenie zeigen alle Petalen eine deutliche Wachstumsverzögerung gegenüber den Sepalen und Stamina. Junge Petalenanlagen sind von den Primordien der Stamina kaum zu unterscheiden, während gleichzeitig die Anlagen der Sepalen fast stets bedeutend größer sind als diejenigen der Petalen und Stamina. Nach HIEPKO (1965) lässt sich die außerordentliche Formenfülle der nektarsekretierenden Petalen auf ein junges Entwicklungsstadium zurückführen. Hier können drei Abschnitte unterschieden werden: ein kurzer Stielabschnitt, eine etwas längere Spreite und eine an der Grenze zwischen diesen beiden Teilen gelegene Querzone. Die Entwicklung der Dorsalseite und der aus der Querzone hervorgehenden Ventralseite kann gleich stark sein. So entstehen die röhrigen, auch als peltat (schildförmig) interpretierten Petalen von *Helleborus* und *Eranthis*. Die Petalen von *Trollius* und *Ranunculus* haben eine extrem geförderte Dorsalseite, das Nektarium ist lediglich taschenförmig. Eine stärkere Förderung des Stielabschnittes ist bei Petalenformen von *Coptis* und *Myosurus* anzutreffen. Bei den nicht nektarsekretierenden Petalen von *Adonis*, *Actaea* u. a. ist die Querzone völlig unterdrückt. Daraus schloss HIEPKO (1965), dass Peltation mit Nektarproduktion korreliert ist. Die peltate Natur der nektarsekretierenden Kronblätter ist von LEINS & BOECKER (1981) stark in Zweifel gezogen worden. Auch nach KOSUGE & TAMURA (1989) zeigen frühe ontogenetische Stadien keinen Hinweis auf eine Querzone. Untersuchungen von ERBAR et al. (1998) an *Helleborus foetidus*, *Ficaria verna*, *Aquilegia vulgaris* und *Aconitum napellus* haben zu der Hypothese geführt, dass die von anderen Autoren beschriebene Querzone als rudimentäre adaxiale Pollensäcke interpretiert werden sollte.

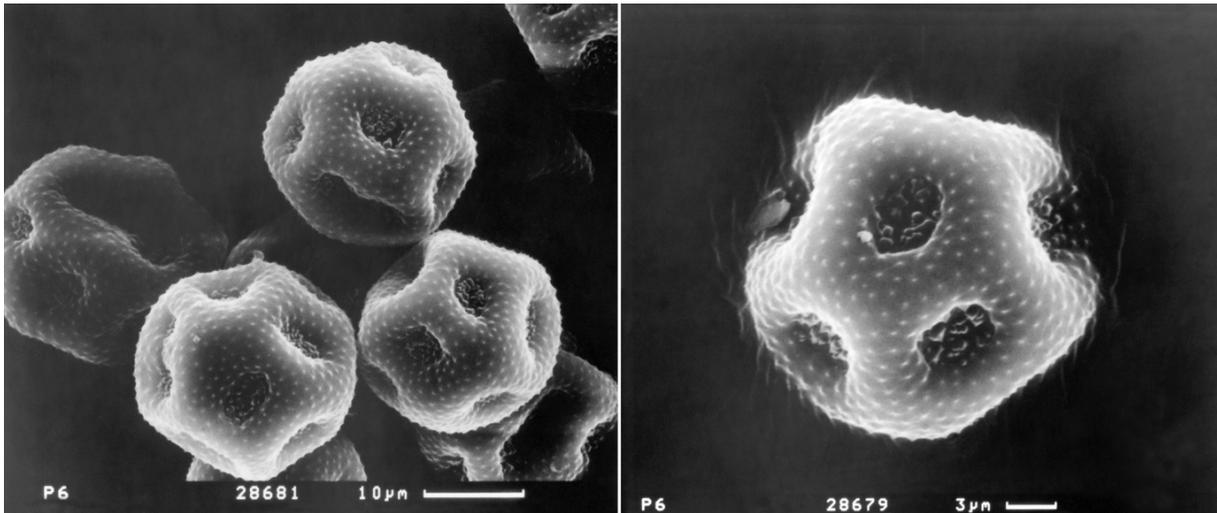
**Blütenfarben.** Blaue, violette und purpurrote Farben von Blüten sind im allgemeinen auf wasserlösliche Anthocyane (Vakuolenfarbstoffe) zurückzuführen. Diese bestehen aus einem zuckerfreien Anteil (Anthocyanidin) und einer Zuckerkomponente. Dadurch sind diese Farbstoffe leicht wasserlöslich. Gelbe Farben entstehen durch nicht wasserlösliche Carotinoide. Der Glanz und die Leuchtkraft von gelben Tepalen (z. B. bei *Caltha*) oder Petalen (wie z. B. bei *Ranunculus* und verwandten Gattungen) kommt dadurch zustande, dass unter den flachen, glatten, kernlosen und mit einer öligen Lösung von Carotinoiden gefüllten Epidermiszellen eine Schicht von dicht mit Stärkekörnern gefüllten Zellen liegt, wodurch die Reflexion verstärkt wird. Im Gegensatz dazu haben matte Petalen nur wenige Stärkekörner oder sie fehlen sogar ganz. Eine Ausnahme stellt *Ranunculus gramineus* dar, hier sind die Petalen zwar

auch gelb und die Zellen sind auch reichlich mit Stärke angefüllt, aber die Epidermiszellen sind papillös. Weiße Blütenfarbe kommt durch Totalreflexion des eingestrahlt Lichtes an den zahlreichen interzellularen Grenzflächen im Inneren der weißen Blütenblätter zustande.

**Staubblätter** (Androeceum). Die Staubblätter sind meist zahlreich und variabel in der Anzahl. Sie sind fast immer schraubig angeordnet. Bei *Caltha*, *Helleborus* und *Trollius* ist die Anzahl der Parastichen variabel und es besteht keine klare Korrelation zwischen der Anzahl der Staubblattparastichen und denen der Tepalen oder Sepalen. In anderen Gattungen ist die Zahl der Parastichen konstanter. Die schraubige Stellung der Staubblätter kann auch in alternierende Wirtel verschoben sein, wie z. B. bei *Aquilegia*, *Thalictrum*, *Clematis*. Damit werden die Parastichen zu Orthostichen, wie bei den 5-zähligen Kreisen von *Aquilegia*. Die Anzahl der Kreise kann jedoch zwischen sechs und 11 schwanken. Die Staubblätter gehören meist dem radiären Typ an, d. h. der  $\pm$  radiäre und durch ein Leitbündel (unilacunär-einspurig) versorgte Staubfaden (= Filament) trägt an seinem oberen Ende eine tetrasporangiate Anthere (je Antherenhälfte zwei Pollensäcke). Die Filamente von *Laccopetalum* bilden die einzige Ausnahme, hier sind die Leitbündel unilacunär-dreispurig.

Die Antherenwand ist 4–7-schichtig, das Tapetum ist meist einschichtig und 1-, 2- oder vielkernig. Die Pollenkörner sind im Reifezustand meist zweizellig, manchmal auch dreizellig bei *Anemone*, *Coptis*, *Eranthis*, *Ranunculus* und *Myosurus* (TOBE 1995). Die beiden Antherenhälften sitzen seitlich dem Staubfaden an, ohne dass das Konnektiv (= Verbindung zwischen Filament und Antherenhälften) besonders in Erscheinung tritt. Durch relativ geringfügige Verschiebungen im Konnektivbereich oder auch durch Verbiegungen der Pollensackwände beim Öffnen werden die Öffnungsstellen z. B. bei *Actaea europaea* (= *Cimicifuga e.*) und *Helleborus odoratus* extrors, bei *H. foetidus*, *H. niger* und *Actaea spicata* intrors verlagert. In einigen Gattungen sind die Staubfäden blattartig verbreitert, offensichtlich in Zusammenhang mit besonderen Funktionen. So decken in den protandrischen Blüten von *Aconitum* und *Delphinium* flächig verbreiterte Staubfäden die noch nicht bestäubungsbereiten Narben ab, wobei die Staubfäden von *Aconitum* zusätzlich noch einen geflügelten Grund aufweisen. Bei *Clematis* sind die Staubfäden ebenfalls verbreitert und zusätzlich häufig behaart.

**Pollen.** Die Pollenkörner der Ranunculaceae sind tricolpat, pantocolpat oder pantoporat. In den Gattungen *Helleborus*, *Adonis*, *Eranthis* und *Trollius* ist der Pollen sehr einheitlich tricolpat. Es gibt aber auch Gattungen mit mehr als einem Pollentyp. Tricolpater und pantocolpater Pollen kommt nebeneinander z. B. bei verschiedenen *Clematis*-Arten vor, während pantocolpater und pantoporater (12, 15 oder mehr Poren) Pollen verschiedene Arten von *Ranunculus* und *Anemone* charakterisiert. Es wird u. a. ein *Ranunculus arvensis*-Typ, ein *Ranunculus parviflorus*-Typ und ein *Thalictrum flavum*-Typ unterschieden (s. die ausführliche Bearbeitung von CLARKE et al. [1991] mit zahlreichen Abbildungen; → **Abb. 15**). Die Skulpturen der Pollenkörner sind auffällig einheitlich (NOVICKE & SKVARLA 1980). Nur die Pollenkörner von *Helleborus*, *Trollius*, *Hydrastis* und *Kingdonia* weisen ein kleindorniges Tectum auf. Die Sexine ist häufig durch eine Endexine oder Nexine beachtlicher Stärke unterlegt, während die Columellae, der Unterbau des Tectums, unterschiedlich ausgebildet sein können, von sehr deutlich bis unauffällig, so dass das Tectum kaum von der Fußschicht (oberer Teil der Nexine) separiert erscheint (NOWICKE & SKVARLA 1982). Der Feinbau der Exine kann auch einen Hinweis auf die Bestäubungsart geben. So kann allgemein (HESSE 1978) eine spinulose bzw. reticulate Exine als typisch für Entomophilie und eine unskulpturierte Exine als typisch für Anemophilie angesehen werden. Beim Übergang von der Entomo- zur Anemophilie ist es wahrscheinlich zu einer Reduktion der Spinae und anderer Skulpturen der Exine gekommen.



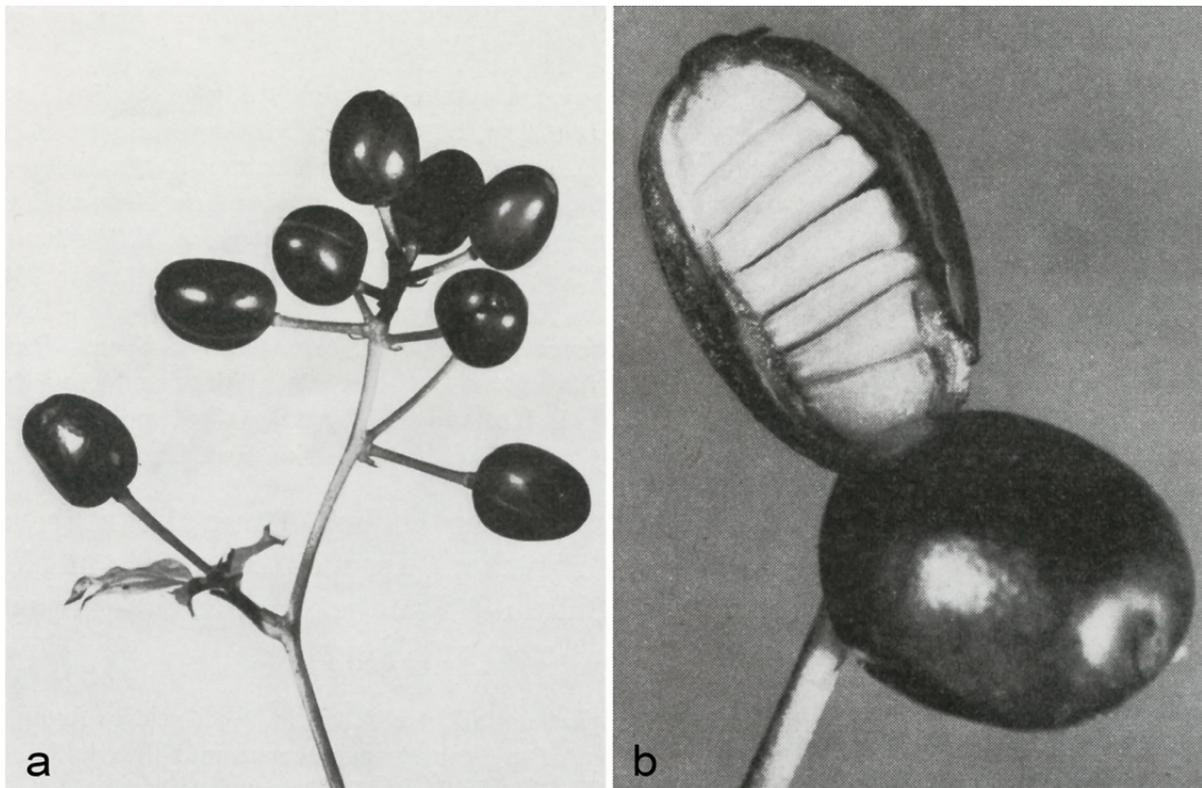
**Abb. 15** | *Thalictrum flavum*: REM-Aufnahme eines Pollenkornes. Foto: D. HELLWIG

**Fruchtblätter** (Gynoeceum). Die Blüten der Ranunculaceae sind ausnahmslos oberständig (hypogyn). Der Blütenboden ist bei Arten mit Nüsschenfrüchten meist stärker entwickelt als bei Arten mit Balgfrüchten. Bei einigen Arten, wie z. B. bei *Anemone blanda*, *A. cylindrica*, *A. occidentalis*, *Myosurus*, *R. sceleratus*, *Adonis* etc., vergrößert sich der Blütenboden erst nach der Anthese, z. B. bis zu einer Länge von 3–4 (–8) cm bei *Myosurus*. Bei *Aquilegia* und *Isopyrum* (Thalictroideae), *Trollius* (Ranunculoideae-Adonideae), *Aconitum* und *Delphinium* (Ranunculoideae-Delphinieae), *Helleborus* (Ranunculoideae-Helleboreae), *Actaea* z. T. und *Eranthis* (Ranunculoideae-Cimicifugeae) und *Caltha* (Ranunculoideae-Caltheae) sind die wenigen bis zahlreichen Karpelle jeweils vielsamig und entwickeln sich zu Bälgen oder selten Kapseln oder Beeren. Bei allen übrigen Gattungen der mitteleuropäischen Flora sind die Karpelle einsamig und entwickeln sich zu Nüsschen. Diese systematische Verteilung des Fruchttyps macht deutlich, dass dieses Merkmal, anders als in der Vergangenheit vielfach angenommen, nicht für eine Gliederung der Familie geeignet ist.

Bei balgfrüchtigen Ranunculaceae ist manchmal eine schrittweise Reduktion der Zahl der Samenanlagen und auch des zu Samenanlagen führenden Leitbündelsystems zu sehen (s. SMITH, 1926, RASSNER, 1931, SCHAEPPPI & FRANK, 1962). Z. B. zeigt *Trollius europaeus* eine solche Reduktion durch einige oberhalb der zweireihig angeordneten Samenanlagen blind endende Leitbündel, offensichtlichen Rudimenten reduzierter Samenanlagen. Bei *Caltha* fehlen diese Rudimente, und bei *Aquilegia* ist der ganze obere Teil der Balgfrucht zu einem Schnabel ohne Spuren von Samenanlagen reduziert (selten können aber auch dort noch Samenanlagen angelegt werden). Auf der anderen Seite lassen sich bei Gattungen mit Nüsschen manchmal Anklänge an Vielsamigkeit beobachten. Die Früchte von *Adonis autumnalis* besitzen basal zwar nur eine einzige (median angeheftete) sich zum Samen entwickelnde Samenanlage, aber darüber werden noch etwa drei Paare in der Entwicklung später verkümmerte Samenanlagen an den Karpellrändern angelegt. Bei *Callianthemum* werden zwei in die Fruchthöhle herabhängende Samenanlagen angelegt, aber nur eine davon reift. Normalerweise fehlen solche Rudimente bei den Nüsschen anderer Arten, sind aber manchmal, beispielsweise bei *Pulsatilla*, *Anemone nemorosa*, *Ranunculus* und *Clematis*-Arten, beobachtet worden. Bei *Clematis* werden sogar regelmäßig mehrere Samenanlagen angelegt, von denen allerdings meist nur eine zum reifen Samen wird. *Callianthemum* zeigt eine weitere Besonderheit, hier steht die einzige fertile Samenanlage nicht basal, sondern ist seitlich der Bauchnaht angeheftet.

Zur Blütezeit führen die Fruchtblätter reichlich Chlorophyll in einem typischen Assimilationsgewebe und haben auf der Außenseite Spaltöffnungen. Z. B. bei *Ranunculus bulbosus* führt auch die Epidermis Chlorophyll. Die Innenepidermis ist besonders bei solchen Balgfrüchten, die katapultartig die reifen Samen ausschleudern (z. B. *Delphinium*), aus dickwandigen, längsgestreckten Zellen mit wellig gekrümmten Seitenwänden gebildet. Bei *Actaea spicata* und einigen anderen Arten dieser Gattung ist die Fruchtknotenwand fleischig.

Das Gynoeceum ist meist chorikarp (= apokarp), aber vielsamige Karpelle können auch miteinander verwachsen sein. Nach ROHWEDER (1967) kommt echte Synkarpie, die auf kongenitaler Verwachsung der Karpelle beruht, bei mehreren Gattungen vor, unter denen *Nigella* einen Extremfall darstellt (→ **Abb. 10**). Bei *Nigella*, *Aquilegia*, *Dichocarpum* und *Helleborus* sind die Karpelle randlich in unterschiedlicher Ausdehnung verwachsen, ein synkarpes Gynoeceum findet man bei *Helleborus vesicarius*, *Nigella damascena*, *N. elata*, *N. sativa*, usw. Jedes Karpell des teilweise verwachsenen synkarpes Gynoeceums von *Nigella arvensis* wird anfangs durch ein palisadenartiges Assimilationsgewebe versorgt. Dieses Gewebe degeneriert erst bei der Karpellreife. Die Karpelle von *Aquilegia* sind an der Basis untereinander verbunden, und zwar durch das Einwachsen des Gewebes des Blütenbodens (ein sog. pseudosynkarpes oder pseudocoenokarpes Gynoeceum).



**Abb. 16** | *Actaea spicata*: a Fruchtstand, b 2 Früchte, eine geöffnet. Fotos: TH. ARZT

**Frucht.** Die Früchte der Ranunculaceae sind meist Sammelbalg- oder Sammelnussfrüchte, selten Beeren. Kapseln werden bei *Helleborus vesicarius*, *Nigella damascena*, *N. elata*, *N. sativa* u. a. (→ **Abb. 13**) gebildet, 1-samige Balgfrüchte treten bei *Enemion* und *Xanthorhiza* auf. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen einiger Früchte und Samen sind in den → **Tafeln 1–7** (S. 45 ff.) zu sehen. Infolge ihrer geringen Größe ist die Zahl der Fruchtblätter bei Sammelnussfrüchten meist größer als bei Sammelbalgfrüchten. Die extrem hohe Zahl an Nüsschen z. B. bei *Myosurus*, einigen Arten der

Gattungen *Anemone*, *Ranunculus*, *Krapfia* und besonders *Laccopetalum* ist jedoch nicht nur auf sehr kleine Nüsschen zurückzuführen, sondern auch auf die Vergrößerung des Blütenbodens. Beeren treten bei *Actaea* (mehrsamig; → **Abb. 16**), *Hydrastis* (1–2samig) und *Knowltonia* (einsamig) auf. In den Beeren ist das Perikarp sehr dick mit aufgeblasenen Zellen. Die Balgfrüchte öffnen sich entlang der Bauchnaht und haben normalerweise einen ± langen Schnabel. Sie sind meist sitzend, aber gestielt bei *Coptis*, z. T. bei *Caltha* u. a. Die Nüsschen sind meist ungestielt, manchmal durch sog. Karpellophoren sehr kurz gestielt (*Ranunculus*) und seltener lang gestielt (*Anemone hupehensis* = *Eriocapitella* h.).

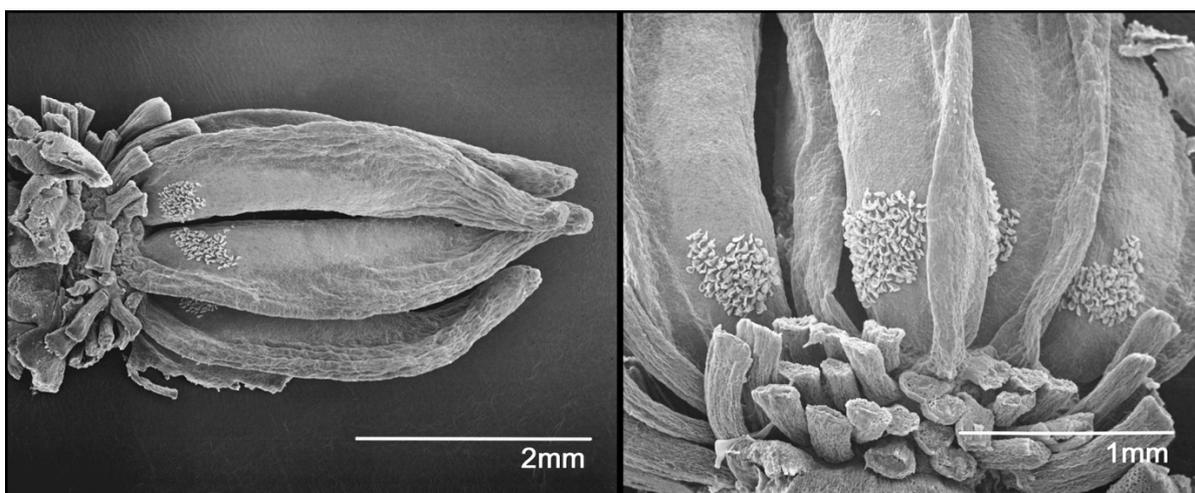
Die Diasporen (Nüsschen, Samen) fallen sehr häufig in unreifem Zustand von der Pflanze. Dies scheint mit der langsamen Entwicklung des Embryos und der allgemeinen Anpassung der Ranunculaceae an feuchte Standorte, wie z. B. den Waldboden, verknüpft zu sein. Bei einigen Arten können sich Embryoentwicklung, Samenruhe und Keimung über einen Zeitraum von drei bis zu 12 Monaten erstrecken. Bei einigen Ranunculaceae, vor allem bei solchen mit nur einem Keimblatt (*Ficaria verna*), verläuft die Keimung nach dem Monokotylenmuster, d. h. das Keimblatt entsteht scheinbar endständig. Meist sind die Keimblätter oberirdisch, aber bei *Anemone*, einigen *Clematis*-Arten, *Ranunculus cassubicus* u. a. bleiben sie im Boden. Bei *Clematis terniflora* ist das Erscheinen der Keimblätter sogar temperaturabhängig, in kühleren Regionen sind sie oberirdisch und in wärmeren Regionen unterirdisch (TAMURA 1995 b).

**Geschlechtsverteilung.** Die Blüten sind in der Regel zwittrig, aber auch eingeschlechtige Blüten sind nicht selten. Bei *Actaea simplex* (= *Cimicifuga* s.) haben zwittrige Blüten in der Regel 1–7 Fruchtblätter, doch diese Anzahl kann bis auf null reduziert sein. Bei *Actaea*, *Coptis*, *Thalictrum* u. a. sind eingeschlechtige Blüten häufiger, jedoch nicht regelmäßig anzutreffen. Windbestäubte amerikanische *Thalictrum*- und asiatische *Clematis*-Arten haben getrenntgeschlechtige Individuen durch Reduktion der jeweils anderen Fortpflanzungsorgane. Bei *Thalictrum pubescens* z. B. sind etwa 50% der Pflanzen rein männlich und 50 % sind zwittrig (in den Zwitterblüten sind allerdings die Staubblätter ± stark reduziert). Bei *Thalictrum dasycarpum* gibt es neben rein männlichen Individuen (mit hängenden Blüten) auch fast rein weibliche Individuen, bei denen sich in den relativ aufrecht stehenden fast weiblichen Blüten vereinzelt Staubblätter finden. Andere *Thalictrum*-Arten sind einhäusig, d. h. auf demselben Individuum finden sich männliche und weibliche Blüten. Auch bei manchen heimischen proterogynen Ranunculaceae (*Pulsatilla alpina* u. a.) sind die zuerst aufgehenden Blüten rein männlich mit verkümmerten Fruchtblättern, so dass für die nachfolgenden Zwitterblüten bereits Pollen verfügbar ist. Auch eingeschlechtige und zwittrige Blüten können auf einer Pflanze vorkommen.

**Embryologie.** Die Samenanlagen sind meist umgewendet (anatrop) oder halbumgewendet (hemitrop). Bei Gattungen mit einsamigen Fruchtblättern haben die Samenanlagen nur ein Integument (unitegmisch), Ausnahmen hiervon sind *Adonis*, *Callianthemum* und *Thalictrum*, und einen tenuinucellaten Nucellus. Bei den Gattungen mit vielsamigen Fruchtblättern sind zwei Integumente (bitegmisch) vorhanden, und der Nucellus ist crassinucellat oder tenuinucellat. Die Unterscheidung zwischen uni- oder bitegmisch ist jedoch nicht immer ganz einfach, da bei einigen Vertretern der bitegmische Zustand nur im Bereich der Mikropyle anzutreffen ist, während der Hauptteil der Samenanlage unitegmisch ist, so z. B. bei *Aconitum*, *Anemonopsis*, *Callianthemum*, *Delphinium*, *Eranthis* und *Helleborus*. Die bei *Delphinium*, *Helleborus* und *Eranthis* gefundene partielle „Fusion“ der beiden Integumente entsteht dadurch, dass die Initialzellen der beiden Integumente zu einer gemeinsamen Initialzone verschmelzen (weiteres s. TOBE 1995, p. 108). Die Entwicklung des Embryosacks folgt meist dem monosporischen, achtkernigen Polygonum-Typ. Nach den Befunden von BHANDARI (1966) tritt der bisporische *Allium*-

Typ nur bei *Adonis* auf. Bei *Anemone* und *Clematis* gibt es neben den fertilen Embryosäcken vom *Polygonum*-Typ auch sterile, rudimentäre bi- oder tetrasporische Embryosack-Typen. Der Entwicklungszustand der Embryonen in den reifen Samen ist bei den einzelnen Gattungen sehr unterschiedlich, und TAMURA & MIZUMOTO (1972, zitiert nach TAMURA 1995 b) haben sechs Möglichkeiten unterschieden: 1. im Zustand der Zygote (*Anemone flaccida*), 2. keulenförmiger Proembryo, wenigzellig (*Anemone pseudoaltaica*, *A. stolonifera*, *Eranthis pinnatifida*), 3. kreisrunder Proembryo (*Adonis amurensis*, *Anemone debilis*, *Hepatica nobilis*, *Coptis japonica*), 4. herzförmiger Embryo (*Dichocarpum trachyspermum*, *Anemone virginiana*, *Caltha palustris*), 5. Embryo mit unvollständig entwickelten Keimblättern (*Aconitum gigas*, *Actaea simplex* (= *Cimicifuga* s.), *Caltha palustris*, *Ranunculus nipponicus*), 6. zweikeimblättriger Embryo (*Delphinium ajacis*, *Nigella damascena*, *Ranunculus muricatus*). Generell lässt sich feststellen, dass Arten, die früh im Jahr blühen, extrem unentwickelte Embryonen in den abfallenden Früchten oder Samen haben, während bei den ein- oder zweijährigen Arten, die später im Jahr blühen, die Embryonen voll entwickelt sind (TOBE 1995). Nach BASKIN & BASKIN (1998) liegt daher bei den meisten Ranunculaceae eine morpho-physiologische Dormanz vor, d. h. der rudimentäre Embryo (= morphologische Dormanz) hat zusätzlich eine physiologische Dormanz. Diese physiologische Dormanz drückt sich darin aus, dass die Keimwurzel aus verschiedenen Gründen nicht austreten kann. Eine Diskussion der Morphologie und des Entwicklungsgrads von Embryonen in der Familie findet man bei ENGELL (1995).

**Blütenökologie.** Einen Überblick über die Bestäubungsbiologie der Familie gibt PELLMYR (1995). In der Familie gibt es zahlreiche Möglichkeiten der Pollenübertragung. Außer einigen windbestäubten (anemophilen) Arten von *Thalictrum* ist die Familie insektenbestäubt (entomophil) oder selten auch vogelbestäubt (ornithophil; z. B. nordamerikanische Arten von *Aquilegia* und nordamerikanische und afrikanische Arten von *Delphinium*). Windblütigkeit bei *Thalictrum* ist in der Evolution der Gattung wohl früh entstanden, aber mehrfach verlorengegangen und wiederentstanden (SOZA et al. 2012). Die Blüten der meisten Ranunculaceae haben eine auffällig gefärbte Blütenhülle. Bei einigen entomophilen Arten von *Thalictrum* und bei *Actaea* und *Hydrastis* mit hinfalligen oder unscheinbaren Blütenhüllen übernehmen farbige Filamente die visuelle Attraktion. Häufige Blütenfarben sind gelb, bienenrot, weiß, blau, violett und scharlachrot (nicht im Gebiet). Auch grünliche Farbtöne, die von Bienen allerdings als gelb wahrgenommen werden, kommen vor, z. B. bei *Helleborus*. Blütenfarbenpolymorphismen (ver-



**Abb. 17** | REM-Aufnahmen der Fruchtblätter von *Caltha palustris* mit Nektar absondernden Haaren an der Basis; Blütenhüllblätter und Staubblätter entfernt. Foto: A. HASSEL

schiedene Farben in einer Art) in einer Population kommen bei *Ranunculus asiaticus* und *Anemone coronaria* vor. Bei *Anemone* entsteht dieser Polymorphismus durch unterschiedlichen Säuregehalt des Bodens (HOROVITZ 1976). UV-absorbierende Muster (Saftmale) sind in den gelben Blütenhüllblättern von *Caltha palustris* und *Ficaria verna* ausgebildet, während *Nigella* und *Delphinium* über sog. Nektarführungsleisten verfügen. Das nektarsekretierende Gewebe der Petalen ist ein Epithel mit transcucularer Sekretion und sondert hauptsächlich Saccharose (Sucrose) ab. *Caltha* ist die einzige Ausnahme, hier übernehmen Haare an der Basis der Karpellflanken die Nektarproduktion (→ **Abb. 17**). Bei *Eranthis* und *Actaea* z. T. sind die nektarsekretierenden Petalen (soweit sie bei *Actaea* vorhanden sind) auch für die Duftbildung zuständig. Die Antheren öffnen sich extrors (nach außen) oder intrors (nach innen), und Pollen kann entweder auf der Rückenseite (nototrib) oder auf der Bauchseite des Bestäubers (sternotrib) abgelegt werden. Die Narben im bestäubungsfähigen Zustand müssen sich dann an entsprechender Stelle befinden. Die Narben sind vom trockenen Typ. Das Kompatibilitätssystem, die Frage also, ob sich ein Individuum selbstbefruchten kann oder nicht, ist – soweit bis jetzt bekannt – gametophytisch, d.h., die Erkennung eigener Pollenkörner hängt von der genetischen Konstitution der haploiden Pollenkörner ab (und nicht von der genetischen Konstitution des diploiden Pollenelterns). Die meisten Vertreter der Ranunculaceae sind dichogam. Vorweiblichkeit (Proterogynie) tritt bei *Pulsatilla*, *Helleborus*, *Isopyrum* und einigen *Ranunculus*-Arten auf. *Nigella*, *Aquilegia*, *Delphinium*, *Anemone* sowie einige *Clematis*-Arten sind vormännlich (protandrisch). *Clematis virginiana* und viele *Thalictrum*-Arten sind diözisch. Autogamie tritt regelmäßig bei *Myosurus* und verschiedenen *Ranunculus*-Arten auf. In der Mehrzahl der Gattungen ist die Blütenhülle flach oder schalenförmig und somit unspezialisierten Insekten zugänglich. Bei einigen Gattungen, z. B. *Nigella*, *Helleborus*, *Eranthis* und *Aquilegia*, sind die nektarsekretierenden Kronblätter so angeordnet, dass sie eine Umlaufblüte darstellen. Die Bestäuber laufen um das Blütenzentrum herum und prüfen dabei ständig die Orte der Nektarproduktion und intensivieren so den Kontakt zu den Staubblättern und Narben. Die fünfspornigen Blüten von *Aquilegia* mit ihren fünf völlig separaten Zugängen zum Nektar sind sogenannte Revolverblüten (→ **Abb. 18**). Nektarlose, reine Pollenblüten sind radiär und haben die Form flacher Becher, wie z. B. bei *Adonis*, *Anemone*, *Hepatica*, einigen *Pulsatilla*-Arten und *Clematis*. Pollenblüten, wie auch die ± apetalen Blüten mit Staubfadenbüscheln mit meist gelben Antheren wie bei *Actaea* z. T. und *Thalictrum* z. T., werden so bestäubt, dass Insekten sich mit dem ganzen Körper in einem vielzähligen, pollenreichen Androeceum zum Zweck des Pollensammelns unter zufälliger Kontamination der Narbe(n) mit wechselnden Körperstellen wühlen und wälzen („mess and soil pollination“ FAEGRI & VAN DER PIJL 2016). Der mediterrane, rotblühende *Ranunculus asiaticus* und *Anemone coronaria* haben Pollenblumen mit schwarzen Antheren und zeigen das Mohnblütenmuster („poppy guild“; rot mit schwarzer Mitte), sie werden durch Käfer der Gattung *Amphicoma* (DAFNI et al. 1990) bestäubt. Die geschlossene Blütenhülle einiger Arten hat eine runde (*Trollius europaeus*) oder glockige Form (*Pulsatilla*, einige *Clematis*-Arten). Dadurch werden die Staub- und



**Abb. 18** | Revolverblüte von *Aquilegia vulgaris*. Foto: TH. ARZT

Blütenblätter so angeordnet, dass sie eine Umlaufblüte darstellen. Die Bestäuber laufen um das Blütenzentrum herum und prüfen dabei ständig die Orte der Nektarproduktion und intensivieren so den Kontakt zu den Staubblättern und Narben. Die fünfspornigen Blüten von *Aquilegia* mit ihren fünf völlig separaten Zugängen zum Nektar sind sogenannte Revolverblüten (→ **Abb. 18**). Nektarlose, reine Pollenblüten sind radiär und haben die Form flacher Becher, wie z. B. bei *Adonis*, *Anemone*, *Hepatica*, einigen *Pulsatilla*-Arten und *Clematis*. Pollenblüten, wie auch die ± apetalen Blüten mit Staubfadenbüscheln mit meist gelben Antheren wie bei *Actaea* z. T. und *Thalictrum* z. T., werden so bestäubt, dass Insekten sich mit dem ganzen Körper in einem vielzähligen, pollenreichen Androeceum zum Zweck des Pollensammelns unter zufälliger Kontamination der Narbe(n) mit wechselnden Körperstellen wühlen und wälzen („mess and soil pollination“ FAEGRI & VAN DER PIJL 2016). Der mediterrane, rotblühende *Ranunculus asiaticus* und *Anemone coronaria* haben Pollenblumen mit schwarzen Antheren und zeigen das Mohnblütenmuster („poppy guild“; rot mit schwarzer Mitte), sie werden durch Käfer der Gattung *Amphicoma* (DAFNI et al. 1990) bestäubt. Die geschlossene Blütenhülle einiger Arten hat eine runde (*Trollius europaeus*) oder glockige Form (*Pulsatilla*, einige *Clematis*-Arten). Dadurch werden die Staub- und

Fruchtblätter  $\pm$  versteckt und unspezialisierte Blütenbesucher werden ausgeschlossen. Bei den Delphinieae, der einzigen Tribus mit zygomorphen Blüten, ist der Kelch kronblattartig und nur zwei Petalen sekretieren Nektar. Diese sind bei *Delphinium* z. T. verwachsen und bilden eine Röhre oder einen zungenförmigen Apparat. Die Sexualorgane sind versteckt und werden erst durch die Blütenbesucher freigelegt. Die meisten Ranunculaceae werden von Bienen bestäubt, viele Delphinieae und *Aquilegia*-Arten von Hummeln. In beiden Gruppen tritt auch Schwärmer- und Vogelbestäubung auf. So ist für afrikanische *Delphinium*-Arten Schwärmerbestäubung und Vogelbestäubung nachgewiesen worden. Unabhängig davon ist auch in Nordamerika Vogelblütigkeit (*D. nudicaule*, *D. cardinale* und mehrere *Aquilegia*-Arten) und Schwärmerblütigkeit (*Aquilegia pubescens*) entstanden. Letztere ist wohl auch bei asiatischen *Delphinium*-Arten anzutreffen.

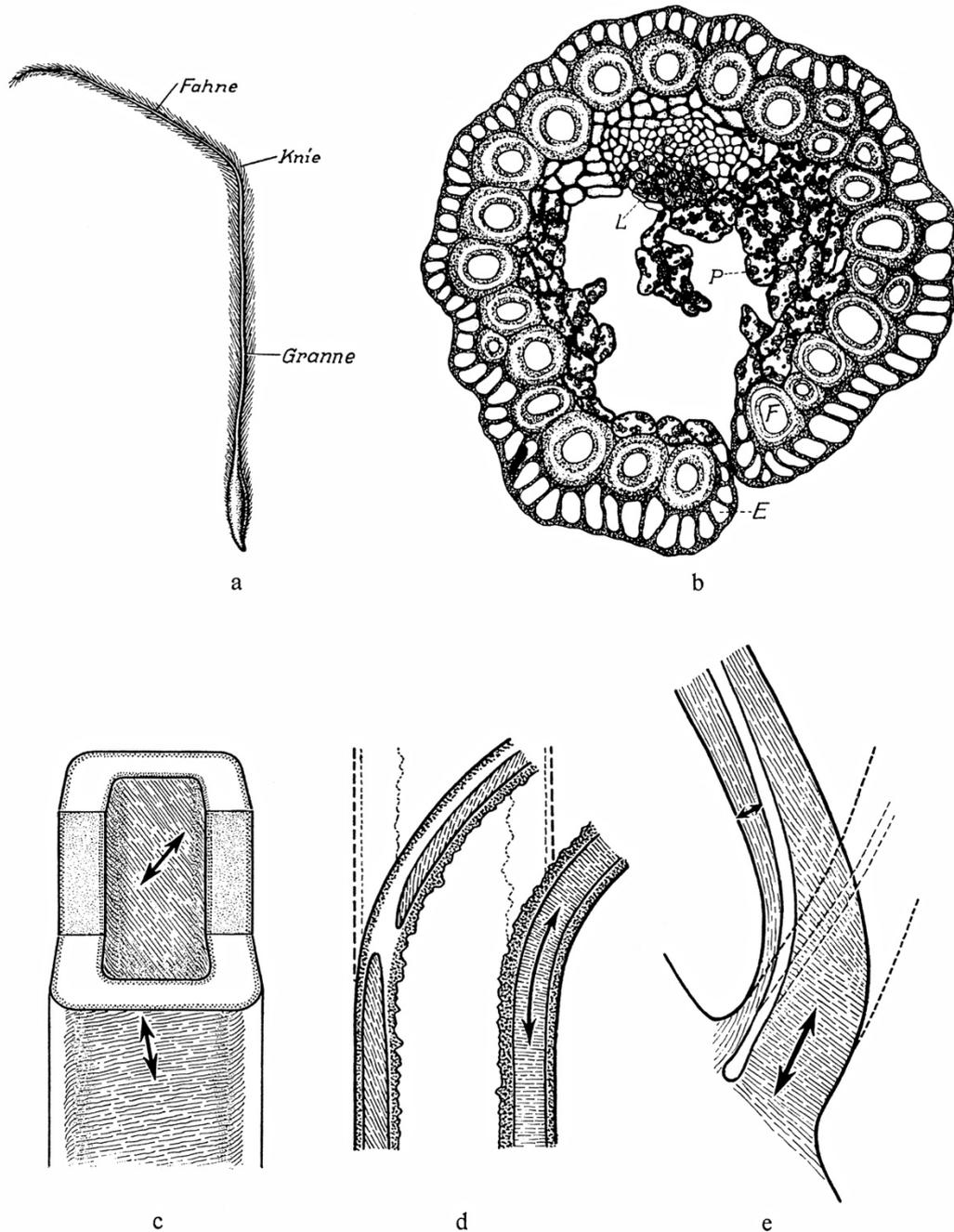
Einige blütenbesuchende Insekten sind von einzelnen Arten der Familie abhängig, wie z. B. der pollenfressende Kleinschmetterling *Micropteryx calthella* von den Blüten von *Caltha palustris* und die kleine Fliege *Chiastochaeta trollii* sowie zwei weitere Arten dieser Gattung von den Blüten von *Trollius europaeus*. Bei *Trollius* läuft sogar der ganze Entwicklungszyklus der Fliegen in den Blüten ab, sodass es sich hier um einen Brutmutualismus handelt. Für die Hummel *Bombus gersteckeri* ist eine Abhängigkeit von *Aconitum lycoctonum* festgestellt worden. PEKKARINEN (1979) hat für *Bombus consobrinus* und *Aconitum septentrionale* nahezu deckungsgleiche Areale in Fennoskandien feststellen können. Aufgrund der langen Blütezeit von Anfang Juni bis gegen Ende August wird eine Abhängigkeit der Hummel von *A. septentrionale* angenommen. Darüber hinaus ließen sich zwischen den einzelnen Hummel-Populationen geringe Unterschiede in den Mundwerkzeugen feststellen, die mit entsprechenden Abweichungen bei den petaloiden Sepalen und den nektarsekretierenden Kronblättern in den Pflanzenpopulationen korreliert waren. Sehr im Gegensatz zu solcher Spezialisierung ist aber auch berichtet worden (WASER et al. 1996), dass bis zu 53 Insektenarten die Blüten einer Art besuchen.

**Ausbreitungsökologie.** Die Ausbreitung von Samen und Früchten kann im Vergleich von Gattungen und Arten auf sehr unterschiedliche Weise erfolgen. Die Diasporen der meisten Arten können aber durch unterschiedliche Vektoren ausgebreitet werden. Das Umlegen durch Absterben des Sprosses vor der Fruchtreife, wie bei *Ranunculus auricomus*, *Myosurus* und *Ceratocephala* und bei fast allen kurzlebigen Vertretern der Familie ist eine Form der Selbstausbreitung (Autochorie). Wasserausbreitung (Hydrochorie) kann dadurch stattfinden, dass Samen von *Caltha* und *Eranthis* ( $\rightarrow$  **Abb. 19**) durch auftreffende Regentropfen ausgeschleudert werden (Regenballisten). Bei *Caltha* trägt eine luftführende Samenschale zum Transport der Samen durch Wasser bei, und schwimmfähige Diasporen findet man auch bei *Thalictrum*-Arten, *Myosurus* u. a. Die zur Fruchtreife verlängerten und fedrigen Griffel der



**Abb. 19** | Sammelbalgfrüchte von *Eranthis hyemalis*.

Foto: TH. ARZT



**Abb. 20** | *Pulsatilla*, Bewegungsmechanismus des reifen Griffels. a Ganzes Nüsschen (x 2), b Querschnitt durch die Granne (Griffel, x 125; E = Epidermis, F = Faser, P = zerstörtes Parenchym, L = Leitbündel), c Grannenfaser, d Knie längs, e Haarbasis. Die Lage der Zellulosemoleküle ist durch Strichelung angedeutet, die Ausdehnungsrichtung bei Wasseraufnahme durch zwei Pfeile. Durch die verschiedene Anordnung der Zellulosemoleküle in der Innen- und Außenseite des Faserzylinders einer Granne wird eine ungleiche Wasseraufnahme und -abgabe und damit eine ungleiche Ausdehnungsrichtung (durch Pfeile angegeben) innen und außen verursacht. Das führt zu Drehungen der Granne um ihre Längsachse (je nach Wassergehalt 6- bis 7 mal). Ähnlich reagieren das Knie und die Haare. Beim Austrocknen beugt sich das Knie, und die Haare spreizen ab. Bei Wasseraufnahme werden beide aufgerichtet. Alle drei Bewegungen kombinieren sich bei wechselnder Feuchtigkeit zu einem Vorwärtskriechen (bis zu 20 cm beobachtet) und zum Einbohren der spitzen Nüsschenbasis in lockeren Boden. Aus ZIMMERMANN (HEGI III/3, 1974, Fig. 53)

Nüsschen von *Clematis* und *Pulsatilla* dienen der Windausbreitung (Anemochorie). Bei *Pulsatilla* bohrt nach Auftreffen auf dem Erdboden der lange Griffel die Nüsschen durch hygroskopische Drehbewegungen (→ **Abb. 20**) mit ihrer spitzen Basis in den Boden. Haare an der Nüsschenoberfläche von *Anemone sylvestris* oder Hautränder an den Früchtchen (*Thalictrum*, *Anemone narcissiflora*) erleichtern deren Flug. Bei den Früchten von *Aconitum*, *Delphinium*, *Aquilegia*, *Nigella* u. a. bleibt der zu einem Haken verlängerte starre Griffel am Fell vorbeistreifender Tiere hängen, sodass die elastischen Fruchtstiele verbogen werden. Plötzliche Rückkehr in die Ausgangsposition führt dann zum Ausschleudern der Samen (Stoßausbreitung). Ausbreitung durch Tiere (Zoochorie) findet auf unterschiedliche Weise statt. Ausbreitung durch Ameisen (Myrmekochorie) findet besonders bei solchen Arten statt, deren Samen (*Helleborus viridis*, *H. niger*, *H. foetidus*) oder Früchtchen (*Hepatica*, *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Ranunculus auricomus*, *R. bulbosus*, *R. acris*, *Ficaria verna* u. a.) ein fleischiges Anhängsel, ein Elaiosom, haben. Myrmekochorie ist manchmal damit verbunden, dass sich die Stiele der reifenden Früchte zum Erdboden biegen (*Anemone nemorosa*). Eine solche Krümmung führt beim tropisch-afrikanischen *Ranunculus oreophytus* zur Geokarpie, d. h. zum Verbergen der Früchte in der Erde. Diasporen können sich auch an der Oberfläche von Tieren anheften (Epizoochorie). Auffällige Spezialanpassungen hierzu sind die hakigen Früchte von *Ranunculus arvensis* u. a. oder die Früchte von *Ceratocephala*, deren Früchtchen sich nicht vom Blütenboden lösen und deren ganze Früchte als Klettfrüchte beschrieben werden. Diasporen können sich an z. B. Wasservögeln (*R. aquatilis*-Gruppe, *R. sceleratus*) anheften, aber auch an Säugetieren. Vor allem Nagetiere können in ihren bodennahen Gängen allerlei Diasporen verschleppen. Aber auch Paarhufer verschleppen durch anhaftendes Erdreich in den Zwischenräumen ihrer Hufe manche Diasporen (in erster Linie nüsschenfrüchtige Ranunculaceae). Letztlich beteiligt sich auch der Mensch durch seine Aktivitäten (Erd- und Erntearbeiten, Handel mit Saatgut) an der Ausbreitung (*Ficaria verna*, *R. auricomus*, *R. sardous*, *R. repens*, *R. acris*, *R. arvensis*, *Myosurus*, *Ceratocephala*, *Adonis aestivalis*, *A. flammea*, *Consolida*, *Hepatica*, *Aquilegia*). Aufnahme und anschließende Ausscheidung von Diasporen (Endozoochorie) findet man bei den beerenartigen Früchte von *Actaea* (Ausbreitung durch Vögel), aber auch Spitzmäuse und feldbewohnende Nagetiere breiten Früchtchen von z. B. *Ranunculus montanus*, *R. cassubicus* u. a. aus. Auch Weidetiere tragen durch Aufnahme von Diasporen in den Magen-Darmkanal zur Ausbreitung bei.

**Samenbank.** Verlässliche Angaben zur Größe und Lebensdauer von Samen-/Diasporenbanken (keimfähige Ausbreitungseinheiten im Boden) stehen nur in sehr geringem Umfang zur Verfügung. Nach THOMPSON et al. (1997) liegen überhaupt nur für 30 Arten der Ranunculaceae Angaben vor. Bis jetzt ist nur für *Adonis aestivalis*, *Anemone narcissiflora*, *Caltha palustris*, *Clematis vitalba*, *Delphinium consolida*, *Myosurus minimus*, *Ranunculus acris*, *R. arvensis*, *R. bulbosus*, *R. flammula*, *R. parviflorus*, *R. repens*, *R. sceleratus*, *Thalictrum alpinum* und *T. flavum* eine einige Jahre überdauernde Samenbank („persistent seedbank“) nachgewiesen. Die übrigen Arten haben Samenbanken für die Dauer eines Jahres („transient seedbank“). Die Angaben können auch widersprüchlich sein, wie z. B. für *Ranunculus arvensis*. Hier reichen die Angaben von „rasch die Keimfähigkeit verlierend“ (SCHNEIDER et al. 1994, zitiert nach BONN & POSCHLOD 1998) bis „Dauerhaftigkeit > 1 und < 5 Jahre“ (THOMPSON et al. 1997) und „persistent seedbank“. Am Kyffhäuser führte die Rekultivierung ehemaliger, über lange Zeit verbuschter Ackerflächen zur Keimung seltener Segetalpflanzen, z. B. von *Adonis aestivalis*.

**Vegetative Vermehrung und Apomixis.** Vegetative Vermehrung, also Entstehung neuer Individuen aus vegetativen Pflanzenteilen, findet in der Familie vor allem durch Rhizome (z. B. *Anemone*), Ausläufer (einige *Ranunculus*-Arten), Fragmentierung von Achsen und Festwachsen der Fragmente (besonders *Ranunculus* subg. *Batrachium*) und Brutknospen, sog. Bulbillen (*Ficaria verna*) statt. Durch

vegetative Vermehrung entstehende Klone können erhebliche Größe und erhebliches Alter erreichen. So wurden für *Anemone nemorosa* Klone einer Größe von bis zu 12 m Durchmesser und, basierend auf der beobachteten Wachstumsrate, eines wahrscheinlichen Alters von 190 bis 320 Jahren beschrieben (STEHLIK & HOLDEREGGER 2000). Bei Arten mit ausgeprägter Ausläuferbildung (z. B. *Ranunculus repens*) kann Vermehrung durch Samen selten sein (LOVETT DOUST 1981). Apomixis, hier verstanden als Samenbildung ohne Befruchtung (dieses Phänomen wird auch als Agamospermie bezeichnet), findet man nach TAMURA (1993) bei *Thalictrum purpurascens*, aber vor allem bei *Ranunculus auricomus*-agg., aber auch bei den miteinander aber nicht mit *R. auricomus* agg. eng verwandten Arten *R. kuepferi* und *R. platanifolius* (CONSENDAI & HÖRANDL 2010). Bei *Ranunculus auricomus*-agg. entstehen Embryonen ohne Befruchtung aus im Nucellus gebildeten Embryosäcken. Diese Form der Apomixis wird auch als Aposporie bezeichnet. Da der 'normale' Embryosack im Nucellus von diesen sich potentiell ohne Befruchtung weiterentwickelnden Embryosäcken nicht betroffen ist, kann in einer Samenanlage im Prinzip ein Embryo mit oder ohne Befruchtung gebildet werden. Damit ist Apomixis bei *Ranunculus auricomus*-agg. fakultativ. Die apomiktische Samenbildung in dieser Gruppe erfordert auch eine Bestäubung, hier spricht man von Pseudogamie. Bestäubung ist für die Bildung des Nährgewebes der Samen, das Endosperm, nötig, dessen Entstehung durch Verschmelzung einer Spermazelle des Pollenkorns mit den Polkernen des Embryosacks eingeleitet wird.

Für das *Ranunculus auricomus*-agg. wird angegeben, dass es zwischen 800 und 900 apomiktische Arten und nur vier sexuelle Arten umfasst (HÖRANDL et al. 2005). Zu den sexuellen Arten gehört auch der im Gebiet vorkommende *R. cassubicifolius*.

**Hybridisierung.** Zwischenartliche Hybriden wurden für *Aconitum*, *Anemone*, *Aquilegia*, *Clematis* (bei Zierpflanzen), *Delphinium* (bei Zierpflanzen), *Helleborus*, *Pulsatilla* und *Ranunculus*, hier besonders im subgen. *Batrachium*, *Thalictrum* und *Trollius* (bei Zierpflanzen) angegeben (JÄGER 2011).

**Karyologie.** LANGLET (1932) unterscheidet innerhalb der Ranunculaceae zwei Typen von Chromosomen: den R(anunculus)-Typ mit langen, meist mehrfach gewundenen oder verschlungenen Chromosomen und den T(halictrum)-Typ mit kleinen, generell einfach gewundenen Chromosomen. Bei der R-Typ-Gruppe variiert die Größe auffallend, so sind z. B. die Chromosomen von *Ranunculus nipponicus* und *R. sceleratus* kaum größer als die von *Aquilegia*, *Coptis* und *Dichocarpum* (T-Typ-Gruppe). Abgesehen von der Chromosomengröße lassen sich beide Gruppen durch die Färbbarkeit und die Verteilung des Chromatins in der Interphase und Prophase der Kernteilung unterscheiden (KURITA 1960, OKADA & TAMURA 1979). Die einzige Ausnahme stellt *Myosurus* dar, der eine Kombination der R- und T-Typen aufweist (KURITA 1963).

In der R-Typ-Gruppe (Ranunculoideae) ist die Basiszahl  $x = 8$  die häufigste. Abweichende Zahlen treten wie folgt auf: Basiszahl  $x = 7$  bei einigen *Nigella*-, *Anemone*- und *Ranunculus*-Arten, Basiszahl  $x = 6$  bei einigen *Nigella*-Arten, Basiszahl  $x = 9$  sporadisch bei *Delphinium* und Basiszahl  $x = 10$  ebenfalls selten bei *Delphinium*. In der T-Typ-Gruppe (Glaucidoideae, Hydrastioideae, Coptidoideae, Thalictrioideae) ist  $x = 7$  die häufigste Basiszahl. Während einige Gattungen der Ranunculaceae einheitliche Chromosomenzahlen aufweisen, zeigen andere Gattungen wie z. B. *Anemone*, *Ranunculus* und *Thalictrum* beachtliche Polyploidie. Aneuploide Zahlen, allerdings nur innerartlich, treten bei *Caltha*, *Ranunculus* u. a. auf und werden durch das Auftreten von B-Chromosomen (akzessorischen Chromosomen) verursacht (TAMURA 1995 b). In der R-Typ-Gruppe ist der 5V+3J-Karyotyp mit fünf großen, medianen oder submedianen Chromosomen (V) und drei kleineren, subterminalen Chromosomen (J) der verbreitetste Karyotyp. *Anemone* und *Ranunculus* haben zwei polyploide Serien, ausgehend von der

Basiszahl  $x = 8$  und  $x = 7$ . Der Basiskaryotyp  $x = 7$  von *Anemone* besteht aus 6V+1J- Chromosomen, der Karyotyp der  $x = 8$ -Serie besteht aus 5V+3J-Chromosomen. Es ist postuliert worden (KURITA 1958, HEIMBURGER 1959, BAUMBERGER 1971), dass durch die Fusion von 2J-Chromosomen des  $x = 8$  Basiskaryotyps die  $x = 7$ -Serie entstanden ist. Bei vielen *Ranunculus*-Arten des Basiskaryotyps  $x = 7$  besteht das Karyogramm aus 3V+4J-Chromosomen, bei der  $x = 8$ -Serie sind 4V+4J-Chromosomen vorhanden. KURITA (1958) erklärt die Entstehung der  $x = 7$ -Serie durch den Verlust eines Chromosoms aus der  $x = 8$ -Serie. Ausgehend von dem für z. B. *Helleborus* typischen Karyotyp von 5V+3J-Chromosomen wurde angenommen, dass durch Verlust eines V-Chromosoms der 4V+3J-Karyotyp einiger *Nigella*-Arten ( $x = 7$ ) entstanden ist. Durch Verschmelzung zweier J-Chromosomen könnte dann der Karyotyp anderer *Nigella*-Arten mit 5V+1J-Chromosomen entstanden sein (TAMURA 1995 b). Diese älteren Hypothesen zur Evolution des Karyotyps bedürfen der Überprüfung vor dem Hintergrund der verwandtschaftlichen Beziehungen.

**Inhaltsstoffe.** Die folgende Darstellung der Verteilung von sekundären Inhaltsstoffen in der Familie folgt JENSEN (1995), HEGNAUER (1995) und FROHNE & JENSEN (1998) und bezieht sich nur auf in Mitteleuropa vorkommende Unterfamilien bzw. Tribus.

Die Thalictroideae zeichnen sich durch die Akkumulation von Benzylisochinolin-Alkaloiden aus, die in den Ranunculoideae manchmal in kleineren Mengen vorkommen, als quartäre Benzylisochinolin-Alkaloide, und manchmal ganz fehlen. Weiterhin findet man in den Thalictroideae cyanogene Komponenten, die sonst nur von *Ranunculus* bekannt sind, und dort nur in geringer Konzentration. Bei den Adonideae findet man Cardenolide (herzwirksame Glykoside) bei *Adonis*. Die Delphinieae bilden Diterpen-Alkaloide wie z. B. das sehr giftige Aconitin, und in den Nigelleae findet man das Alkaloid Damascenin. *Helleborus* bildet Ranunculin, ein Lacton, das auch in den Ranunculeae und Anemoneae häufig ist und bei dessen enzymatischer Zersetzung das hautschädigende Protoanemonin entsteht. Außerdem findet man nur bei *Helleborus* giftige Bufadienolide, das sind Steroide, wie z. B. Hellebrin. Wenigstens einige *Caltha*-Arten enthalten Pyrrolizidinalkaloide. In der Familie fehlen hydrolysierbare und kondensierte Gerbstoffe.

Zusammenfassend stellte JENSEN (1995) fest, dass die alternative Akkumulation von Giftstoffen wie Protoanemonin, Diterpen-Alkaloiden oder Isochinolin-Alkaloiden für die Familie bemerkenswert ist. Gattungen, die über keinen dieser Stoffe verfügen, führen zumindestens Magnoflorin.

**Nutzen.** Zahlreiche Gattungen der Ranunculaceae sind als beliebte Zierpflanzen bekannt und daher auch in entsprechenden Handbüchern (s. Literaturhinweise) aufgeführt.

Die meisten im Gebiet vorkommenden Hahnenfußgewächse sind für Mensch und Vieh mehr oder weniger giftig, sie werden vom Vieh gemieden. Die teilweise hohe Giftigkeit (Vorkommen von Diterpen-Alkaloiden) einzelner *Aconitum*- und *Delphinium*-Arten erklärt ihre Verwendung bei der Herstellung von Pfeilgiften, Insektiziden und Hexenflugsalben. Schwarzkümmelsamen (*Nigella sativa*) werden gegen Insektenfraß zwischen die Kleidung gestreut (HEGNAUER 1995; aber s.u.). Cardenolide (*Adonis*) und Bufadienolide (*Helleborus*) sind ebenfalls ausgesprochene Giftstoffe. Die Akelei (*Aquilegia vulgaris*) enthält das Blausäure abspaltende Glykosid Triglochinin und Benzylisochinolin-Alkaloide wie Magnoflorin. Die Giftstoffe können bei sachgerechter Dosierung aber auch wertvolle Arzneidrogen darstellen. Allerdings werden diese Stoffe in der modernen Medizin wegen möglicher Nebenwirkungen heute immer weniger verwendet. Selbst in der Homöopathie spielen nur noch *Actaea* z. T. und *Ranunculus* eine gewisse Rolle, während *Aconitum* und *Adonis* in osteuropäischen Ländern

auch heute noch verwendet werden. In der Volksmedizin werden diverse Vertreter der Ranunculaceae auch heute noch angewendet (eine Liste aller als Heilpflanze verwendeten Ranunculaceae ist bei SCHÖNFELDER & SCHÖNFELDER (2011) zu finden; s. auch HEGNAUER 1995). Als Nahrungspflanzen spielen die Ranunculaceae keine Rolle. Regional werden Blütenknospen wie Kapern und junge Blätter von *Caltha* sowie Wurzeln von *Ficaria verna* verwendet. Schwarzkümmel-Samen (*Nigella sativa*) werden als Gewürz von Backwaren benutzt. In Wiesen sind die Ranunculaceae häufig unerwünscht, da das Vieh die  $\pm$  giftigen Pflanzen meidet. Allerdings wird das giftige Ranunculin durch chemische Umsetzung während des Trocknens oder Gärens unwirksam.

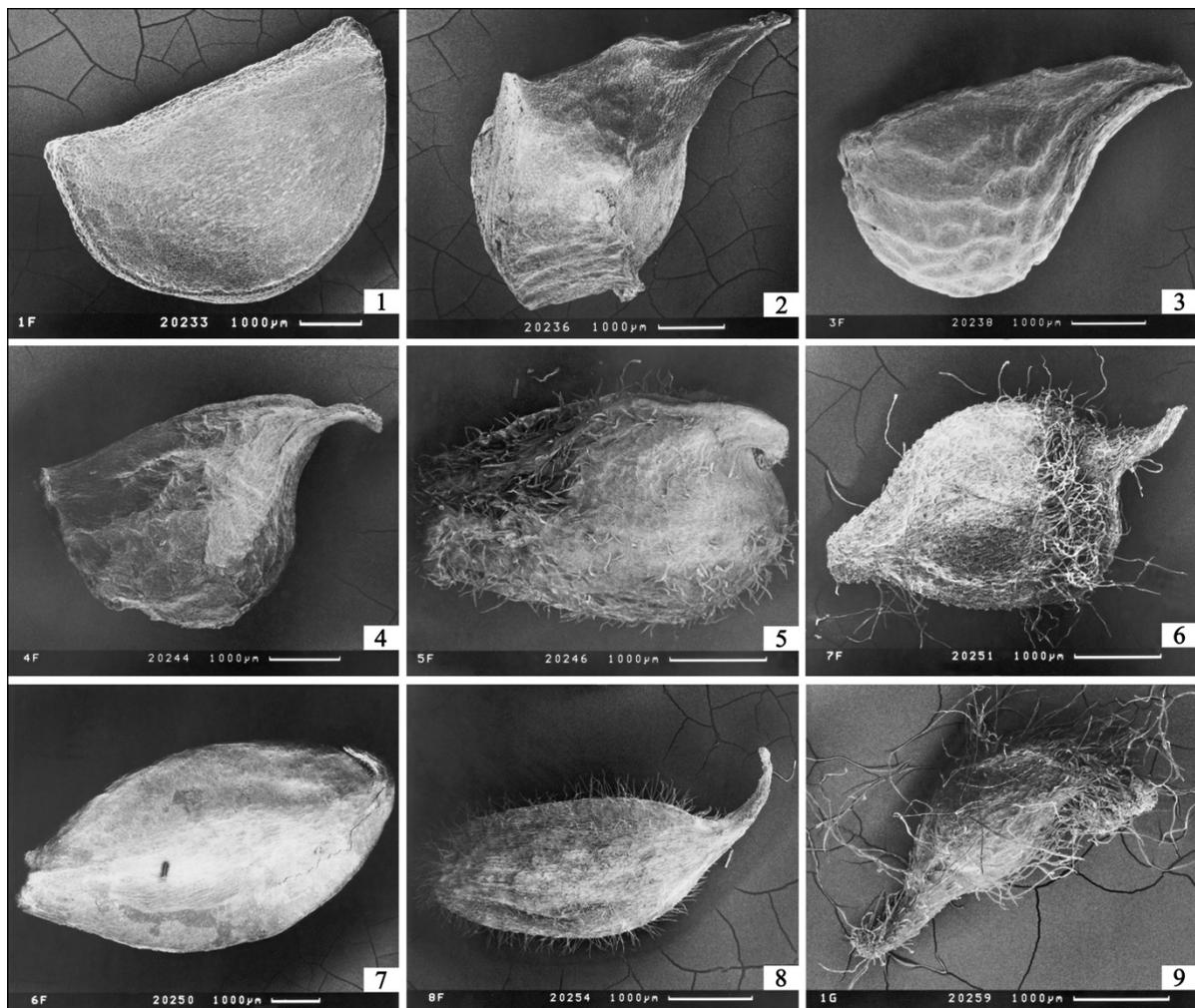
### Schlüssel zum Bestimmen für die im Gebiet verbreiteten Gattungen der Familie Ranunculaceae

- 1 Laubblätter gegenständig; Stängel krautig und aufrecht oder kletternd und verholzend; Blütenhüllblätter 4, alle gleich; Sammelnussfrucht, Nüsschen mit fedrig-behaartem Griffel ..... *Clematis* (→ **Tafel 12, 15**)
- 1\* Laubblätter wechsel- oder annähernd quirlständig oder in grundständiger Rosette, manchmal auch erst nach der Blüte erscheinend ..... 2
- 2 Blüten zygomorph ..... 3
- 2\* Blüten radiär ..... 4
- 3 Blütenhülle nicht gespornt; oberes Kelchblatt helmförmig, zwei lange, kapuzenförmige Kronblätter einschließend, Laubblätter handförmig zerteilt ..... *Aconitum* (→ **Tafeln 11, 12**)
- 3\* Oberes Kelchblatt deutlich gespornt ..... *Delphinium* (inkl. *Consolida*) (→ **Tafel 12**)
- 4 Kelch- oder Kronblätter gespornt ..... 5
- 4\* Blütenhüllblätter nicht gespornt ..... 6
- 5 Kronblätter ungespornt aber mit Nektargrube, blassgelb; Kelchblätter grün-blassgelblich, an der Basis in einen kleinen, geraden Sporn ausgezogen, im oberen Teil abstehend, wenig größer als die Kronblätter; Sammelnussfrucht, Nüsschen an einem sich zur Fruchtreife bis zu mehrere cm verlängerndem Blütenboden sitzend; Laubblätter grundständig, lineal, Pfl. 2–11 (–18) cm hoch ... *Myosurus* (→ **Tafel 15**)
- 5\* Kronblätter mit deutlichem, geradem oder am Ende hakig gekrümmtem Sporn; Sammelbalgfrucht; Blätter doppelt dreiteilig gefiedert, Pfl. meist deutlich höher als 18 cm .... *Aquilegia* (→ **Tafel 10**)
- 6 Am Blütenstiel unterhalb (wenige mm bis ca. 10 cm) der Blüte(n) oder unter dem doldenförmigen Blütenstand (manchmal *Anemone*) ein aus (2–) 3–4 kelchartigen, ungeteilten (*Hepatica*) oder  $\pm$  stark bis sehr stark zerteilten Blättern bestehender Hoch- oder Laubblattquirl vorhanden, alle übrigen Laubblätter (wenn vorhanden) grundständig ..... 7
- 6\* Hoch- oder Laubblätter (wenn vorhanden) nicht quirlig angeordnet, Blätter am Stängel verteilt oder grundständig; wenn Hochblattquirl vorhanden, Blätter am Stängel verteilt (*Nigella damascena*) 10
- 7 Hochblätter kelchartig der Blüte anliegend, ungeteilt ..... *Hepatica* (→ **Tafel 14**)
- 7\* Hochblätter nicht kelchartig, deutlich bis sehr stark zerteilt ..... 8
- 8 Griffel sich während der Fruchtentwicklung stark verlängernd; Hochblattquirl in seidig behaarte, lineale Zipfel aufgelöst oder laubblattartig (*P. alpina*); Sammelnussfrucht ..... *Pulsatilla* (→ **Tafeln 13, 14**)
- 8\* Griffel sich während der Fruchtentwicklung nicht verlängernd; Hochblätter den Laubblättern ähnlich ..... 9
- 9 Sammelnussfrucht, Nüsschen bis 7 mm im Durchmesser ..... *Anemone* (→ **Tafeln 13, 14**)
- 9\* Sammelbalgfrucht, Bälge mehr als 10 mm lang; dicht unter der Blüte ein Scheinwirtel aus drei handförmig gespaltenen, kahlen Laubblättern ..... *Eranthis* (→ **Tafel 9**)

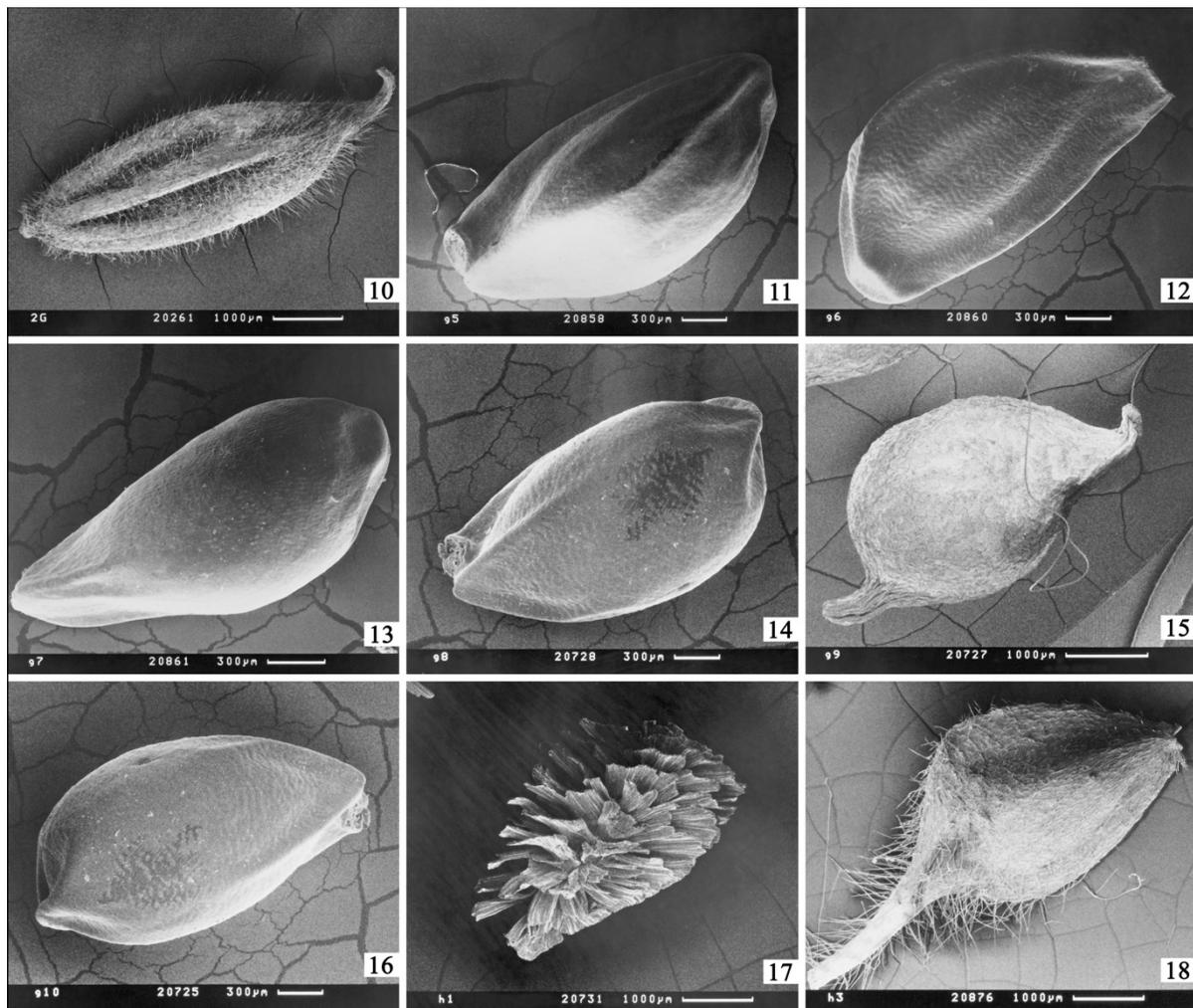
- 10 Blätter 2–4-fach gefiedert oder mehrfach dreiteilig ..... 11
- 10\* Blätter höchstens 1-fach gefiedert oder anders gestaltet ..... 17
- 11 Pflanzen mit Sammelbalgfrucht, Bälge manchmal an ihrer Bauchnaht verbunden ..... 12
- 11\* Pflanzen mit Sammelnussfrucht oder Beere ..... 14
- 12 Kelchblätter und nektarsekretierende Kronblätter blassblau bis bläulichweiß (seltener gelblich bis gelb), nektarsekretierende Kronblätter becherförmig, zweilippig, hell-gefärbt (bläulich oder grünlich) mit dunkleren Querstreifen oder marmoriert; Sammelbalgfrucht, Bälge z. T. verwachsen, Narben frei ..... *Nigella* (→ **Tafel 10**)
- 12\* Kelchblätter hellgrün oder weiß, abfallend, nektarsekretierende Kronblätter kleiner als die Kelchblätter, grünlichweiß oder weiß; Sammelbalgfrucht, Bälge höchstens an der Basis verbunden .... 13
- 13 Kelchblätter hellgrün, Kronblätter grünlichweiß mit Nektargrube; Fruchtblätter meist 4, klebrig-drüsig; Sammelbalgfrucht ..... *Actaea europaea* (= *Cimicifuga e.*)
- 13\* Kelchblätter weiß, Kronblätter weiß, muschelförmig mit Nektargrube; Fruchtblätter meist 2, Sammelbalgfrucht ..... *Isopyrum* (→ **Tafel 11**)
- 14 Laubblätter 2–4-fach gefiedert, mit schmal-linealischen Abschnitten; Kronblätter gelb oder rot; Sammelnussfrucht walzlich ..... *Adonis* (→ **Tafel 19**)
- 14\* Laubblätter 2–3-fach gefiedert, Abschnitte flächig, selten schmal-linealisch (s. *Thalictrum simplex* subsp. *galioides*); Blüten grünlich weiß, weiß, gelblich oder violett ..... 15
- 15 Blüte mit nur einem Fruchtblatt; Staubblätter mindestens so lang wie die manchmal abfallenden und zur Blütezeit nicht mehr vorhandenen Blütenhüllblätter; Frucht eine mehrsamige Beere ..... *Actaea spicata* (→ **Tafel 11**)
- 15\* Blüte mit mehreren Fruchtblättern; Sammelnussfrucht ..... 16
- 16 Blütenhülle einfach, 4–5-zählig, sehr hingällig; manchmal Staubfäden auffällig gefärbt ..... *Thalictrum* (→ **Tafel 19**)
- 16\* Blütenhülle doppelt; Kelchblätter weiß bis weißgrünlich, kleiner oder größer als die Kronblätter, Kronblätter weiß bis weißrosa mit gelbem Grund und offener Nektardrüse ..... *Callianthemum* (→ **Tafel 8**)
- 17 Blütenhüllblätter ± gleichgestaltet, dottergelb; Nektarien als Haare (Lupe!) an der Basis der einzelnen Bälge; Laubblätter groß und ungeteilt, herzförmig bis nierenförmig, Rand gekerbt ..... *Caltha* (→ **Tafel 8**)
- 17\* Blütenhülle doppelt, Kelch- und Kronblätter unterscheidbar; Nektarien nicht haarförmig ..... 18
- 18 Kelchblätter 3–5, grün, Kronblätter 5–14, farbig und an der Basis mit Nektardrüsen; Sammelnussfrucht ..... 19
- 18\* Kelchblätter farbig, deutlich größer als die unauffälligen, röhrigen oder löffelförmigen, nektarsekretierenden Kronblätter; Sammelbalgfrucht ..... 21
- 19 Blüten mit (7–) 8–14 Kronblättern, Blätter ungeteilt ..... *Ficaria* (→ **Tafel 16**)
- 19\* Blüten in der Regel mit 5 Kronblättern (Ausnahme: *R. auricomus* agg. mit 0–6 Kronblättern), Blätter meist geteilt ..... 20
- 20 Früchtchen mit einem hohlen Höcker an jeder Seite, bei der Fruchtreife zusammenbleibend und eine Klettfrucht bildend, Blätter gabelig geteilt, grundständig, Pflanze klein (meist < 10 cm), an ruderalen Standorten ..... *Ceratocephala* (→ **Tafel 16**)
- 20\* Früchtchen ohne hohle Höcker, bei der Fruchtreife einzeln abfallend, Blätter nicht gabelig geteilt (nur bei den Wasserpflanzen des subg. *Batrachium*), ungeteilt oder handförmig oder fußförmig geteilt. Sprossachse meist beblättert ..... *Ranunculus* (→ **Tafeln 15–18**)
- 21 Kelchblätter zahlreich, gelb, zusammenneigend, Blüte daher fast geschlossen, nektarsekretierende Kronblätter 4–19, löffelförmig; Laubblätter tief handförmig geteilt ..... *Trollius* (→ **Tafel 8**)

21\* Kelchblätter 5, grün, weiß oder rosa (bei nicht heimischen Gartenformen auch violett-purpurn), nicht zusammenneigend, nektarsekretierende Kronblätter röhrig-trichterförmig oder becherförmig, Laubblätter fußförmig geteilt ..... *Helleborus* (→ **Tafel 9**)

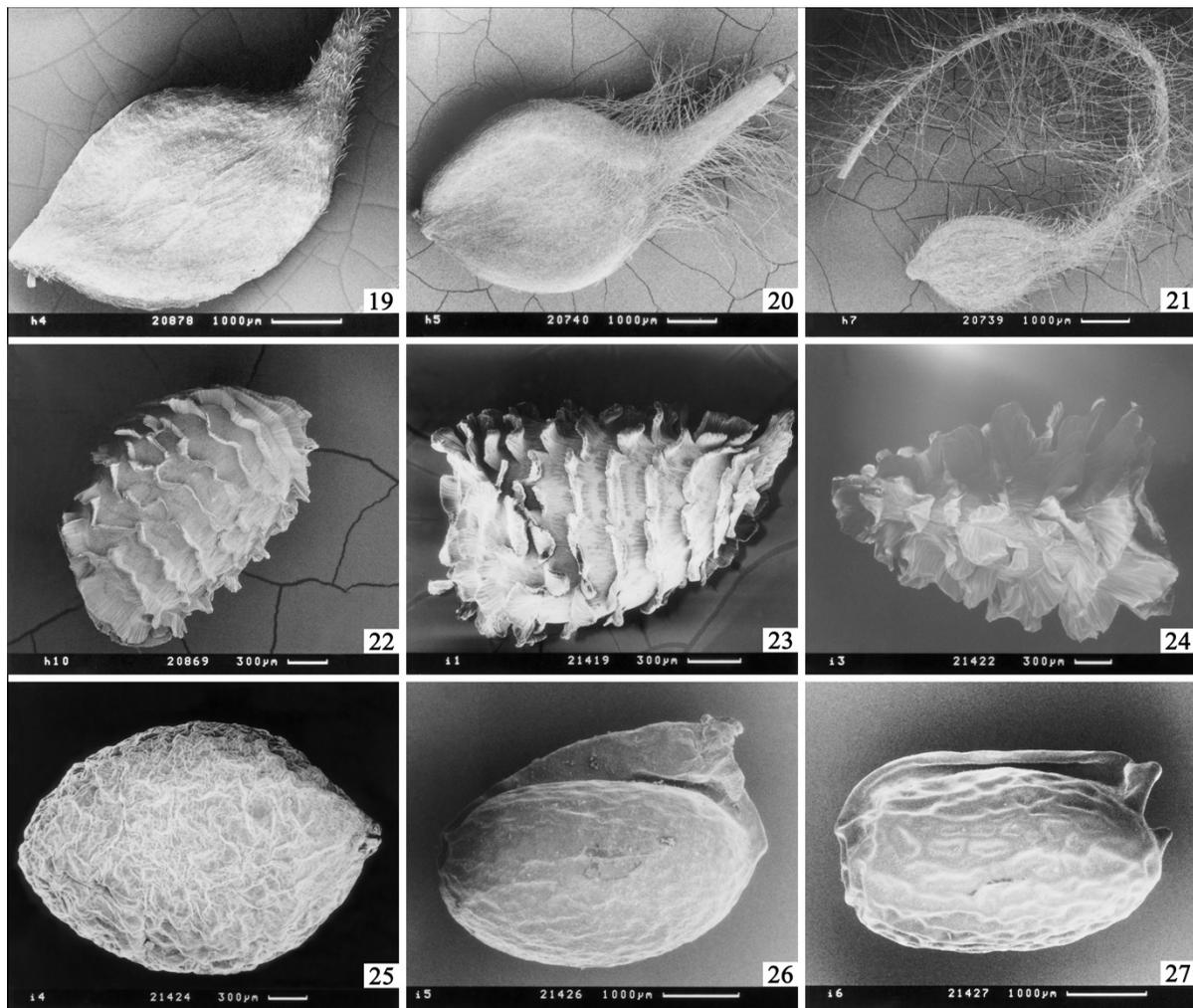
**Danksagung.** Wir danken Eckehart J. Jäger (Halle/Saale) für seine Beiträge und für die mehrmalige Durchsicht und Verbesserung unseres Manuskriptes. ■



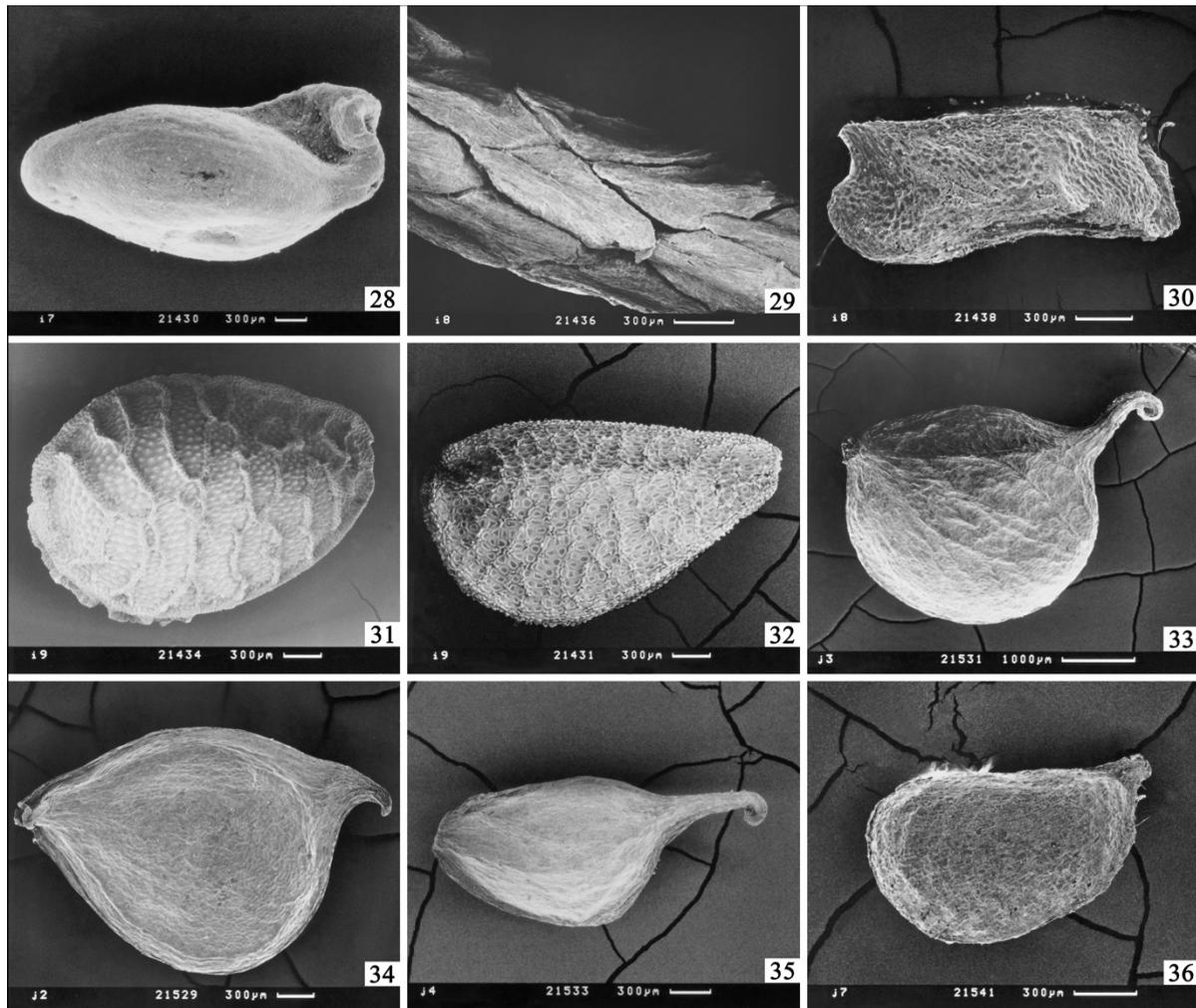
**Tafel 1** | Fig. 1. *Actaea spicata* (Samen), Fig. 2. *Adonis aestivalis*, Fig. 3. *Adonis annua*, Fig. 4. *Adonis flammea*, Fig. 5. *Adonis vernalis*, Fig. 6. *Anemone baldensis*, Fig. 7. *Anemone narcissiflora*, Fig. 8. *Anemone nemorosa*, Fig. 9. *Anemone sylvestris*



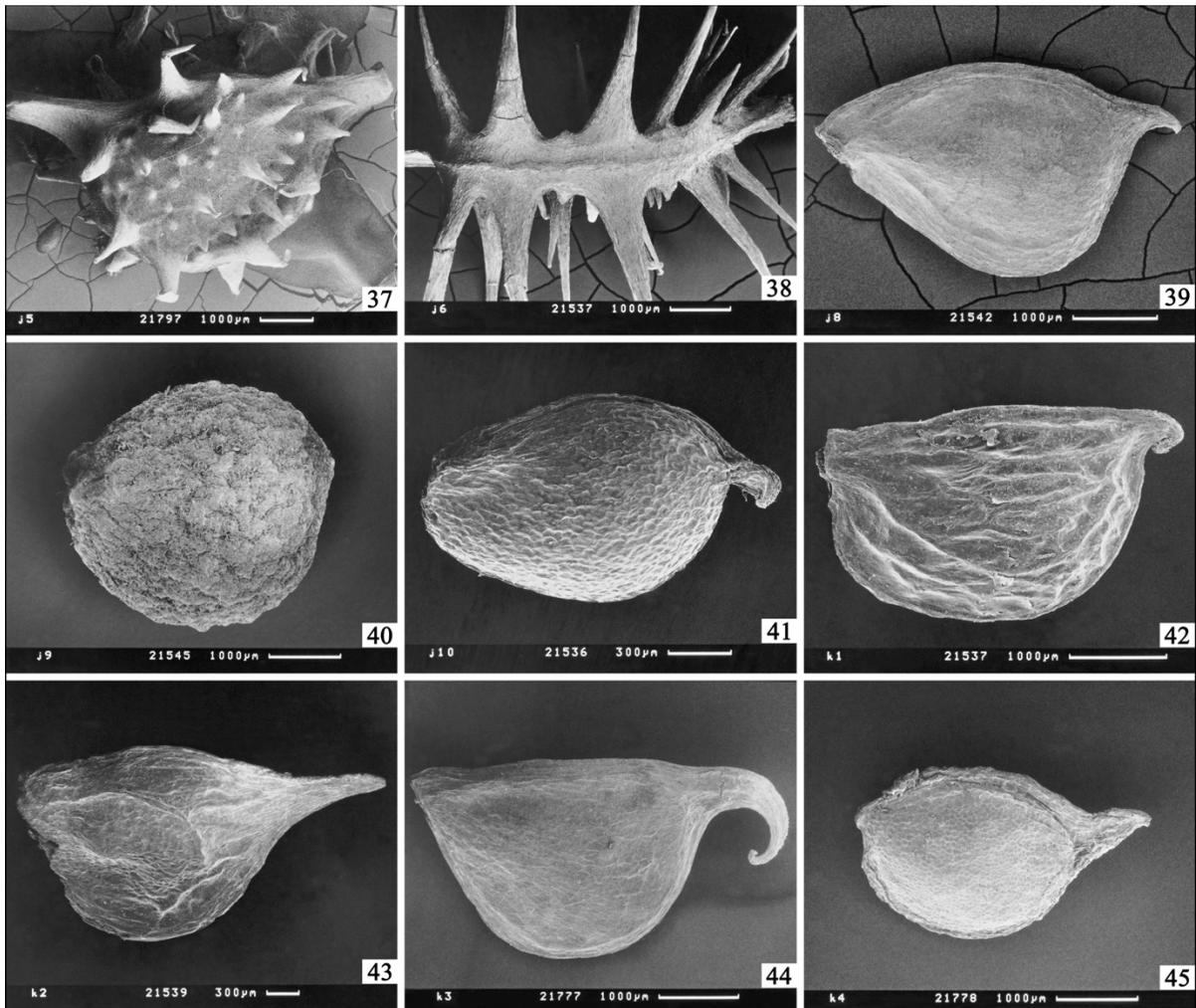
**Tafel 2** | Fig. 10. *Anemone trifolia*, Fig. 11. *Aquilegia alpina* (Samen), Fig. 12. *Aquilegia atrata* (Samen), Fig. 13. *Aquilegia einseleana* (Samen), Fig. 14. *Aquilegia vulgaris* (Samen), Fig. 15. *Callianthemum coriandrifolium*, Fig. 16. *Caltha palustris* (Samen), Fig. 17. *Actaea europaea*, Fig. 18. *Clematis alpina*



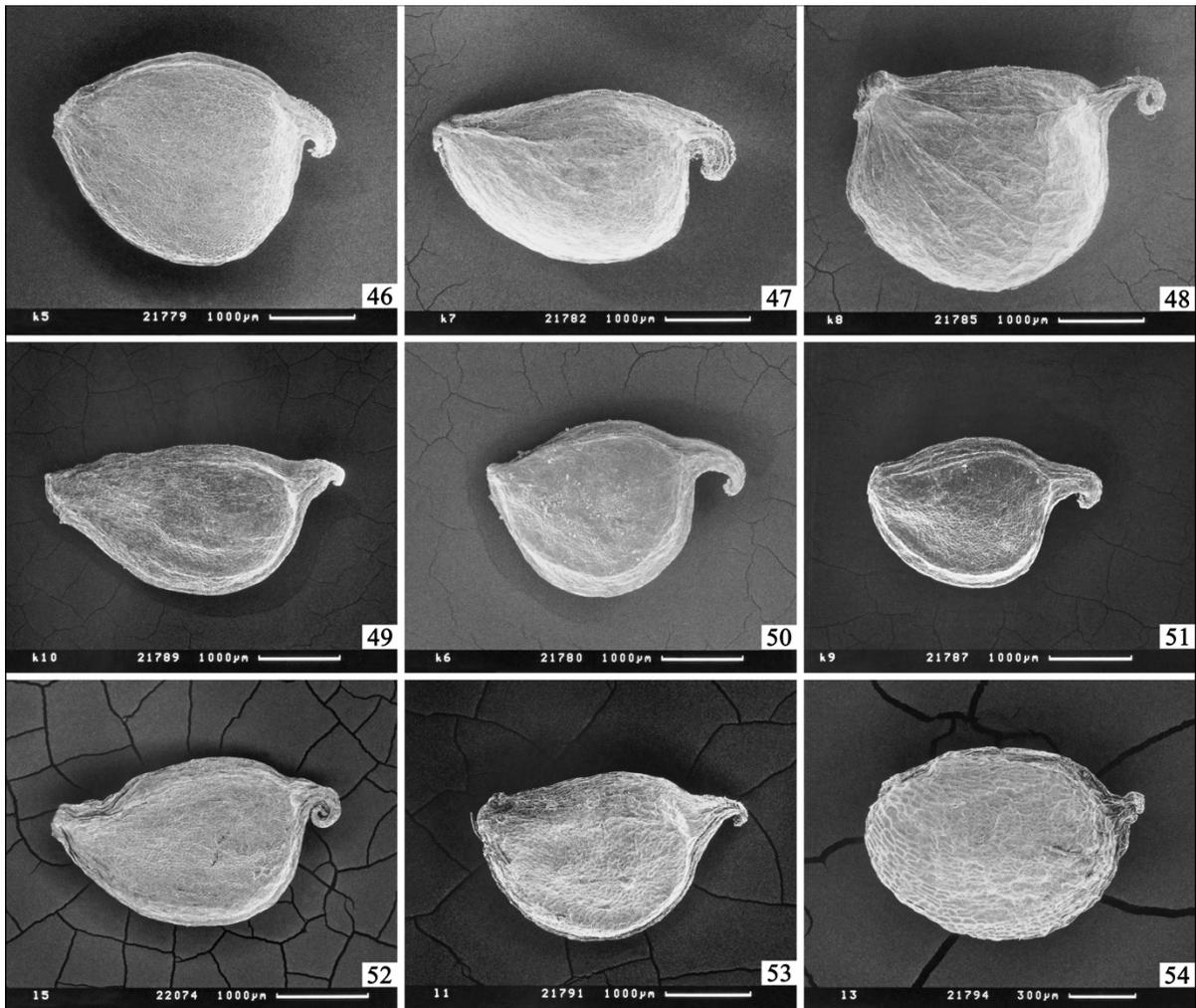
**Tafel 3** | Fig. 19. *Clematis flammula*, Fig. 20. *Clematis integrifolia*, Fig. 21. *Clematis vitalba*, Fig. 22. *Delphinium ajacis* (Samen), Fig. 23. *Delphinium consolida* (Samen), Fig. 24. *Delphinium fissum* (Samen), Fig. 25. *Eranthis hyemalis* (Samen), Fig. 26. *Helleborus foetidus* (Samen), Fig. 27. *Helleborus viridis* (Samen)



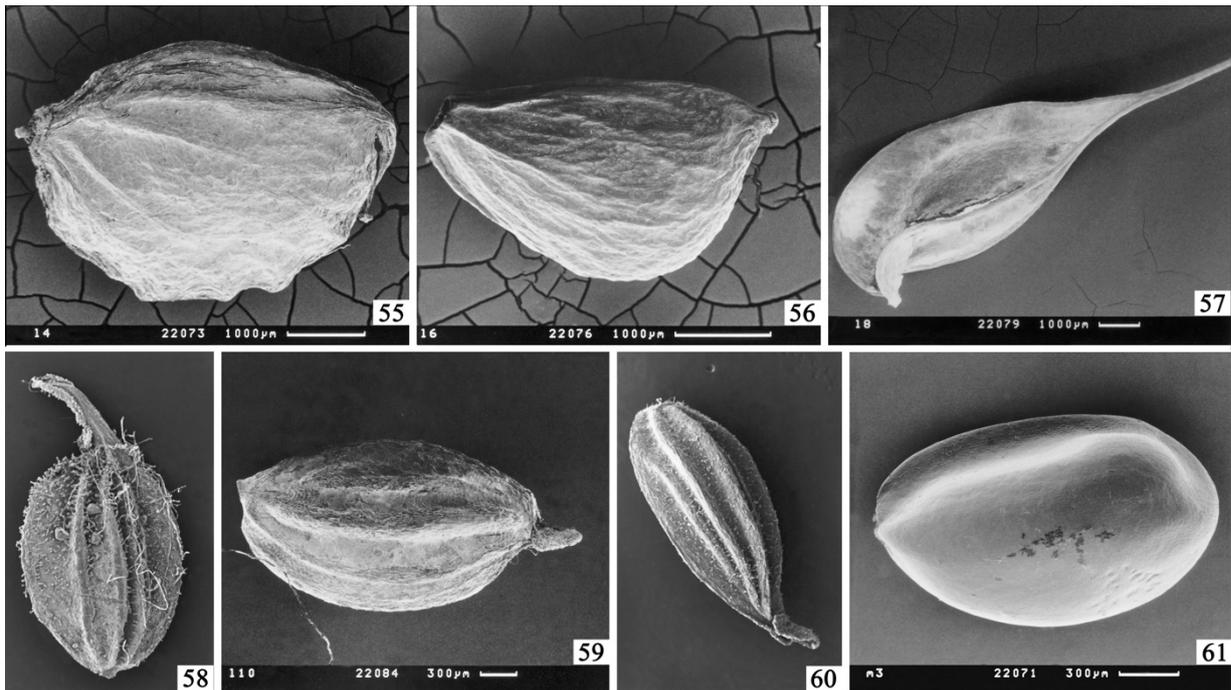
**Tafel 4** | Fig. 28. *Isopyrum thalictroides* (Samen), Fig. 29. *Myosurus minimus*, Teil der Sammelfrucht, Fig. 30. *M. minimus*, einzelnes Nüsschen, Fig. 31. *Nigella damascena* (Samen), Fig. 32. *Nigella sativa* (Samen), Fig. 33. *Ranunculus aconitifolius*, Fig. 34. *R. acris*, Fig. 35. *R. alpestris*, Fig. 36. *R. aquatilis*



**Tafel 5** | Fig. 37. *Ranunculus arvensis*, Fig. 38. *R. arvensis*, Fig. 39. *R. bulbosus*, Fig. 40. *Ficaria verna*, Fig. 41. *R. flammula*, Fig. 42. *R. gramineus*, Fig. 43. *R. illyricus*, Fig. 44. *R. lanuginosus*, Fig. 45. *R. lingua*



**Tafel 6** | Fig. 46. *Ranunculus montanus*, Fig. 47. *R. parnassifolius*, Fig. 48. *R. platanifolius*, Fig. 49. *R. polyanthemos* s. str., Fig. 50. *R. polyanthemos* subsp. *nemorosus*, Fig. 51. *R. polyanthemos* subsp. *polyanthemophyllus*, Fig. 52. *R. polyanthemos* subsp. *serpens*, Fig. 53. *R. repens*, Fig. 54. *R. sceleratus*.



**Tafel 7** | Fig. 55. *Ranunculus seguieri*, Fig. 56. *R. thora*, Fig. 57. *Thalictrum aquilegifolium*, Fig. 58. *T. foetidum*, Fig. 59. *T. lucidum*, Fig. 60 *T. minus* subsp. *minus*, Fig. 61. *Trollius europaeus* (Samen)

Alle Farbtafeln sind HEGI III/3 (1974) entnommen.

**Tafel 8** | Seite 53

- Fig. 1. | *Ceratophyllum demersum*, Habitus
- Fig. 1a | *Ceratophyllum demersum*, männliche Blüte
- Fig. 1b | *Ceratophyllum demersum*, weibliche Blüte
- Fig. 1c | *Ceratophyllum demersum*, Staubblatt  
(*Ceratophyllum* wird in der vorliegenden Arbeit nicht behandelt)
- Fig. 2 | *Caltha palustris*, Habitus der blühenden und fruchtenden Pflanze
- Fig. 2a | *Caltha palustris*, Samen
- Fig. 3 | *Trollius europaeus*, Habitus
- Fig. 3a | *Trollius europaeus*, Nektarblatt
- Fig. 3b | *Trollius europaeus*, Sammelfrucht
- Fig. 3c | *Trollius europaeus*, einzelnes Balgfrüchtchen
- Fig. 3d | *Trollius europaeus*, Samen
- Fig. 4 | *Callianthemum coriandrifolium*, Habitus (untypische Ausprägung, sollte in 1. Aufl. *C. rutifolium* sein)
- Fig. 5 | *Callianthemum coriandrifolium*, Habitus

Tafel 8





Tafel 9

**Tafel 9** | Seite 54

- Fig. 1 | *Helleborus foetidus*, Habitus  
 Fig. 1a | *Helleborus foetidus*, Nektarblatt  
 Fig. 1b | *Helleborus foetidus*, Samen  
 Fig. 2 | *Helleborus viridis*, Habitus  
 Fig. 2a | *Helleborus viridis*, Nektarblatt  
 Fig. 2b | *Helleborus viridis*, Blüte, Blütenhüllblätter entfernt  
 Fig. 3 | *Helleborus niger*, Habitus der blühenden und fruchtenden Pflanze  
 Fig. 3a | *Helleborus niger*, Nektarblatt  
 Fig. 4: | *Eranthis hyemalis*, Habitus  
 Fig. 4a | *Eranthis hyemalis*, Sammelfrucht  
 Fig. 4b | *Eranthis hyemalis*, Nektarblatt

**Tafel 10** | Seite 56

- Fig. 1 | *Paeonia officinalis*, Blütenspross  
 Fig. 1a | *Paeonia officinalis*, Samen  
 (*Paeonia* wird in der vorliegenden Arbeit nicht behandelt)  
 Fig. 2 | *Nigella arvensis*, Habitus  
 Fig. 2a | *Nigella arvensis*, Nektarblatt  
 Fig. 2b | *Nigella arvensis*, Sammelfrucht  
 Fig. 2c | *Nigella arvensis*, Samen  
 Fig. 2d | *Nigella arvensis*, Staubblatt  
 Fig. 3 | *Aquilegia atrata*, Habitus  
 Fig. 3a-b | *Aquilegia vulgaris*, Blütenspross und junge Sammelfrucht  
 Fig. 3c | *Aquilegia vulgaris*, Staubblätter mit Staminodium  
 Fig. 4 | *Aquilegia alpina*, Blütenspross

Tafel 10





Tafel 11

**Tafel 11** | Seite 57

- Fig. 1 | *Actaea spicata*, Fruchtstand  
 Fig. 1 a-b | *Actaea spicata*, Längs- und Querschnitt durch die Balgbeere  
 Fig. 2 | *Aconitum lycoctonum* s. l., Habitus  
 Fig. 2a | *Aconitum lycoctonum* s. l., Nektarblatt  
 Fig. 2b | *Aconitum lycoctonum* s. l., Staubblatt  
 Fig. 2c | *Aconitum lycoctonum* s. l., Samen  
 Fig. 3 | *Aconitum degenii* subsp. *paniculatum*, Habitus  
 Fig. 3a | *Aconitum degenii* subsp. *paniculatum*, Nektarblatt  
 Fig. 3b | *Aconitum degenii* subsp. *paniculatum*, Sporn des Nektarblattes (aufgeschnitten)  
 Fig. 3c | *Aconitum degenii* subsp. *paniculatum*, Staubblatt  
 Fig. 3d | *Aconitum degenii* subsp. *paniculatum*, Samen (Querschnitt)  
 Fig. 3e | *Aconitum degenii* subsp. *paniculatum*, Fruchtblatt (Querschnitt)  
 Fig. 3f | *Aconitum degenii* subsp. *paniculatum*, Samen  
 Fig. 4 | *Isopyrum thalictroides*, Habitus  
 Fig. 4a | *Isopyrum thalictroides*, Nektarblatt  
 Fig. 4b | *Isopyrum thalictroides*, Balgfrüchtchen  
 Fig. 4c | *Delphinium spec.*, Samen (im Original fälschlicherweise als *I. thalictroides* bezeichnet)  
 Fig. 4d | *Isopyrum thalictroides*, Staubblatt

**Tafel 12** | Seite 59

- Fig. 1 | *Delphinium consolida*, Habitus  
 Fig. 1a | *Delphinium consolida*, Fruchtblatt und Staubblätter  
 Fig. 1b | *Delphinium consolida*, Balgfrucht  
 Fig. 1c | *Delphinium consolida*, Samen  
 Fig. 1d | *Delphinium consolida*, Nektarblatt  
 Fig. 2 | *Delphinium elatum* subsp. *helveticum*, Habitus  
 Fig. 2a | *Delphinium elatum* subsp. *helveticum*, Fruchtblätter und Staubblätter  
 Fig. 2b | *Delphinium elatum* subsp. *helveticum*, oberes Nektarblatt  
 Fig. 2c | *Delphinium elatum* subsp. *helveticum*, unteres Nektarblatt  
 Fig. 2d | *Delphinium elatum* subsp. *helveticum*, Staubblatt  
 Fig. 2e | *Delphinium elatum* subsp. *helveticum*, Sammelfrucht  
 Fig. 2f-g | *Delphinium elatum* subsp. *helveticum*, Samen von der Seite und von vorn  
 Fig. 3 | *Aconitum napellus*, Habitus  
 Fig. 3a | *Aconitum napellus*, Blüte, äußere Blütenhüllblätter entfernt  
 Fig. 3b | *Aconitum napellus*, Staubblatt (Haare müssten gekrümmt sein!)  
 (Fig. 3c | ohne Abbildung)  
 Fig. 3d | *Aconitum napellus*, Sammelfrucht  
 Fig. 3e | *Aconitum napellus*, Samen  
 Fig. 4 | *Clematis alpina*, Habitus  
 Fig. 4a | *Clematis alpina*, Staminodium  
 Fig. 4b | *Clematis alpina*, Staubblatt  
 Fig. 4c | *Clematis alpina*, Nektarblatt  
 Fig. 4d | *Clematis alpina*, Früchtchen

Tafel 12





Tafel 13

**Tafel 13** | Seite 60

- Fig. 1 | *Pulsatilla alpina* subsp. *alpina*, Blüte und Sammelfrucht  
 Fig. 1a | *Pulsatilla alpina* subsp. *alpina*, reifes Früchtchen  
 Fig. 1b | *Pulsatilla alpina* subsp. *alpina*, Blütenboden  
 Fig. 1c | *Pulsatilla alpina* subsp. *alpina*, Keimpflanze  
 Fig. 2 | *Pulsatilla alpina* subsp. *apiifolia*, Habitus  
 Fig. 2a | *Pulsatilla alpina* subsp. *apiifolia*, Keimpflanze  
 Fig. 3 | *Pulsatilla vernalis*, Habitus  
 Fig. 3a | *Pulsatilla vernalis*, Staubblatt  
 Fig. 3b | *Pulsatilla vernalis*, behaarte Hochblätter  
 Fig. 3c | *Pulsatilla vernalis*, Früchtchen  
 Fig. 4 | *Anemone narcissiflora*, Habitus  
 Fig. 4a | *Anemone narcissiflora*, Blütenhüllblatt  
 Fig. 4b | *Anemone narcissiflora*, Staubblatt  
 Fig. 4c | *Anemone narcissiflora*, Sammelfrucht  
 Fig. 4d | *Anemone narcissiflora*, junges Früchtchen  
 Fig. 4e | *Anemone narcissiflora*, reifes Früchtchen  
 Fig. 4f-g | *Anemone narcissiflora*, Längs- und Querschnitt durch das Früchtchen  
 Fig. 5 | *Pulsatilla montana*, Habitus

**Tafel 14** | Seite 62

- Fig. 1 | *Hepatica nobilis*, Habitus  
 Fig. 1a | *Hepatica nobilis*, Staubblatt  
 Fig. 1b | *Hepatica nobilis*, Früchtchen  
 Fig. 1c | *Hepatica nobilis*, Sammelfrucht  
 Fig. 2 | *Anemone ranunculoides*, Habitus  
 Fig. 2a | *Anemone ranunculoides*, Staubblatt  
 Fig. 2b | *Anemone ranunculoides*, Früchtchen  
 Fig. 3 | *Anemone nemorosa*, Habitus  
 Fig. 3a | *Anemone nemorosa*, Staubblatt  
 Fig. 3b | *Anemone nemorosa*, Früchtchen  
 Fig. 3c | *Anemone nemorosa*, Längsschnitt durch ein Früchtchen  
 Fig. 4 | *Pulsatilla pratensis*, Habitus  
 Fig. 4a | *Pulsatilla pratensis*, Früchtchen  
 Fig. 5 | *Pulsatilla vulgaris*, Habitus  
 Fig. 5a | *Pulsatilla vulgaris*, Sammelfrucht  
 Fig. 5b | *Pulsatilla vulgaris*, Blütenboden nach Entfernung der Früchtchen  
 Fig. 5c | *Pulsatilla vulgaris*, Früchtchen

Tafel 14





Tafel 15

**Tafel 15** | Seite 63

- Fig. 1 | *Clematis vitalba*, Blütenspross  
 Fig. 1a | *Clematis vitalba*, Sammelfrucht  
 Fig. 1b | *Clematis vitalba*, Früchtchen  
 Fig. 1c | *Clematis vitalba*, Querschnitt durch ein Früchtchen  
 Fig. 2 | *Ranunculus aconitifolius*, Blütenspross  
 Fig. 2a | *Ranunculus aconitifolius*, Früchtchen  
 Fig. 3 | *Ranunculus parnassiifolius*, Habitus  
 Fig. 3a | *Ranunculus parnassiifolius*, Sammelfrucht  
 Fig. 4 | *Ranunculus montanus*, Habitus (hochalp. Exemplar)  
 Fig. 5 | *Ranunculus alpestris*, Habitus  
 Fig. 6 | *Ranunculus kuepferi*, Habitus  
 Fig. 6a | *Ranunculus kuepferi*, Früchtchen  
 Fig. 7 | *Ranunculus glacialis*, Habitus  
 Fig. 7a | *Ranunculus glacialis*, Früchtchen  
 Fig. 8 | *Myosurus minimus*, Habitus  
 Fig. 8a | *Myosurus minimus*, Früchtchen  
 Fig. 8b | *Myosurus minimus*, Kelchblatt

**Tafel 16** | Seite 65

- Fig. 1 | *Ficaria verna*, Habitus  
 Fig. 1a | *Ficaria verna*, Nektarschuppe  
 Fig. 1b | *Ficaria verna*, Früchtchen  
 Fig. 2 | *Ranunculus illyricus*, Blütenspross  
 Fig. 2a | *Ranunculus illyricus*, Nektarschuppe  
 Fig. 3 | *Ranunculus thora*, Habitus  
 Fig. 3a | *Ranunculus thora*, Früchtchen  
 Fig. 4 | *Ceratocephala falcata*, Habitus  
 Fig. 4a | *Ceratocephala falcata*, Früchtchen  
 Fig. 4b | *Ceratocephala falcata*, Nektarschuppe  
 Fig. 5 | *Ranunculus trichophyllus*, Blütenspross  
 Fig. 5a | *Ranunculus trichophyllus*, Kronblatt  
 Fig. 5b | *Ranunculus trichophyllus*, Früchtchen  
 Fig. 6 | *Ranunculus circinatus*, Blütenspross  
 Fig. 6a | *Ranunculus circinatus*, Kronblatt  
 Fig. 6b | *Ranunculus circinatus*, Früchtchen  
 Fig. 7 | *Ranunculus hederaceus*, Habitus  
 Fig. 7a | *Ranunculus hederaceus*, Blüte  
 Fig. 7b | *Ranunculus hederaceus*, Früchtchen





Tafel 17

**Tafel 17** | Seite 66

- Fig. 1 | *Ranunculus lingua*, Blütenstross  
 Fig. 1a | *Ranunculus lingua*, Nektarschuppe  
 Fig. 1b | *Ranunculus lingua*, Früchtchen  
 Fig. 2 | *Ranunculus flammula*, Habitus  
 Fig. 2a | *Ranunculus flammula*, Kronblatt  
 Fig. 2b | *Ranunculus flammula*, Früchtchen  
 Fig. 3 | *Ranunculus reptans*, Habitus  
 Fig. 4 | *Ranunculus arvensis*, Habitus  
 Fig. 4a | *Ranunculus arvensis*, Kronblatt  
 Fig. 4b | *Ranunculus arvensis*, Sammelfrucht  
 Fig. 4c | *Ranunculus arvensis*, reifes Früchtchen  
 Fig. 5 | *Ranunculus sceleratus*, Habitus  
 Fig. 5a | *Ranunculus sceleratus*, Früchtchen  
 Fig. 6 | *Ranunculus polyanthemos* subsp. *nemorosus*, Habitus  
 Fig. 6a | *Ranunculus polyanthemos* subsp. *nemorosus*, Nektarschuppe  
 Fig. 6b | *Ranunculus polyanthemos* subsp. *nemorosus*, Früchtchen

**Tafel 18** | Seite 68

- Fig. 1 | *Ranunculus bulbosus*, Habitus  
 Fig. 1a | *Ranunculus bulbosus*, Nektarschuppe  
 Fig. 1b | *Ranunculus bulbosus*, Kronblatt  
 Fig. 1c | *Ranunculus bulbosus*, Längsschnitt durch ein Früchtchen  
 Fig. 2 | *Ranunculus repens*, Habitus  
 Fig. 2a | *Ranunculus repens*, Nektarschuppe  
 Fig. 2b | *Ranunculus repens*, Kronblatt  
 Fig. 2c | *Ranunculus repens*, Nektarschuppe von der Seite  
 Fig. 2d | *Ranunculus repens*, Früchtchen  
 Fig. 3 | *Ranunculus acris*, Blütenstross  
 Fig. 3a | *Ranunculus acris*, Kronblatt  
 Fig. 3b | *Ranunculus acris*, Nektarschuppe  
 Fig. 3c | *Ranunculus acris*, Früchtchen  
 Fig. 4 | *Ranunculus auricomus*-Gruppe, Habitus  
 Fig. 4a | *Ranunculus auricomus*-Gruppe, Kronblatt  
 Fig. 4b | *Ranunculus auricomus*-Gruppe, Nektarschuppe  
 Fig. 4c | *Ranunculus auricomus*-Gruppe, Früchtchen

Tafel 18





Tafel 19

**Tafel 19** | Seite 69

- Fig. 1 | *Thalictrum aquilegifolium*, Blüten spross
- Fig. 1a | *Thalictrum aquilegifolium*, Blüte ohne Kelchblätter (Staubfäden lila!)
- Fig. 1b | *Thalictrum aquilegifolium*, Früchtchen
- Fig. 1c | *Thalictrum aquilegifolium*, Querschnitt durch ein Früchtchen
- Fig. 1d | *Thalictrum aquilegifolium*, Staubblatt (Staubfaden lila!)
- Fig. 1e-f | *Thalictrum aquilegifolium*, junge Blüten mit Kelchblättern
- Fig. 2 | *Thalictrum flavum*, Blüten spross (untypische Ausprägung)
- Fig. 2a | *Thalictrum flavum*, Blüte (vergrößert)
- Fig. 2b | *Thalictrum flavum*, junge Sammelfrucht
- Fig. 2c | *Thalictrum flavum*, Staubblatt (untypische Ausprägung)
- Fig. 3 | *Thalictrum alpinum*, Habitus
- Fig. 3a | *Thalictrum alpinum*, Sammelfrucht
- Fig. 3b | *Thalictrum alpinum*, Früchtchen
- Fig. 3c | *Thalictrum alpinum*, Längsschnitt durch ein Früchtchen
- Fig. 4 | *Adonis annua*, Habitus
- Fig. 5 | *Adonis vernalis*, Habitus