

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

ELVIRA HÖRANDL, Georg-August-Universität Göttingen, Abt. Systematik, Biodiversität und Evolution der Pflanze (mit Herbarium), Untere Karspüle 2, 37073 Göttingen.

e-mail: [elvira.hoerandl@biologie.uni-goettingen.de](mailto:elvira.hoerandl@biologie.uni-goettingen.de)

---

## **Ranunculus (excl. Ceratocephala, Ficaria; incl. Batrachium)**<sup>2,3</sup>

LINNAEUS 1753, Sp. Pl. 1: 548. – Hahnenfuß. – Holl.: botterbloem, hanevoet, waterranonkel; dän.: ranunkel; engl.: crowfoot, buttercup; franz.: renoncule; ital.: ranunculo; tschech.: pryskyřník; poln.: jaskier; slowen.: zlatica; russ.: ЛЮТИК (ljutik); ung.: boglárka; niedersorb.: kokotowa stopa; kokotowa noga; obersorb.: maslenka.

Typus-Art: *Ranunculus acris* L.<sup>4</sup>

Tafeln 4–7 und 15–18 in KADEREIT, J.W. & V. MELZHEIMER 2021: Die Ranunculaceae der Flora von Zentraleuropa: Familie Ranunculaceae. <http://www.flora-deutschlands.de/ranunculaceae.html>; <http://dx.doi.org/10.21248/gups.61481>

**Literatur** (ohne *Ficaria*, vergl. auch Literatur zur Familie und zu einzelnen Artengruppen und Arten): ANDERSSON, H. 1958: Cytological and morphological observations in the genus *Ranunculus*. Bot. Not. 111: 237–240. – ARBER, A. 1936: Studies in flower structure. II. On the vascular supply to the nectary in *Ranunculus*. Ann. Bot. 50: 305–319. – ARNOTT, H. J. & S. C. TUCKER 1963: Analysis of petal venation in *Ranunculus*. 1. Anastomoses in *R. repens* v. *pleniflorus*. Amer. J. Bot. 50: 821–830. – ASKER, S. E. & L. JERLING 1992: Apomixis in plants. Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo. – AUER, A. & H. H. HALBRITTER: *Ranunculus* spp. In: BUCHNER R. & M. WEBER (2000–). PalDat – a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. <http://www.palдат.org/>. – BALTISBERGER, M. & E. HÖRANDL 2016: Karyotype evolution supports the molecular phylogeny in the

---

<sup>1</sup> Zitier-Empfehlung: HÖRANDL, E. 2022: Die Ranunculaceae der Flora von Zentraleuropa: *Ranunculus*. – Publiziert unter <http://www.flora-deutschlands.de/ranunculaceae.html>; <http://dx.doi.org/10.21248/gups.66917>

<sup>2</sup> *Ranunculus*, Diminutivform von *rána*, lat. = Frosch, Name einer Pflanze bei PLINIUS.

<sup>3</sup> bearbeitet von E. HÖRANDL; *R. polyanthemos*-Gruppe von M. BALTISBERGER; Gesonderte Bearbeitung von Sektion *Batrachium* von G. WIEGLEB, <http://www.flora-deutschlands.de/ranunculaceae.html>; <http://dx.doi.org/10.21248/gups.61482>; Genauere Bearbeitung des *R. auricomus*-Komplexes von V. MELZHEIMER & E. HÖRANDL (in Vorber.)

<sup>4</sup> Erläuterungen zur Festlegung des Gattungs-Typus in: JARVIS, C. 2007: Order out of Chaos. Linnaean Plant Names and their Types. The Linnean Society of London, London. 6

genus *Ranunculus* (Ranunculaceae). Persp. Plant Ecol. Evol. Syst. **18**: 1–14. – BARKE, B. H., K. KARBSTEIN, M. DAUBERT & E. HÖRANDL 2020: The relation of meiotic behaviour to hybridity, polyploidy and apomixis in the *Ranunculus auricomus* complex (Ranunculaceae). BMC Plant Biol. 2020, **20**: 523. – BASKIN, C. C. & J. M. BASKIN 1998: Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego, London, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto: Academic Press. – BAUER, S. 1954: Cyto-ecological studies in 3 sp. of *Ranunculus* L. from the Tatra Mts. Acta Soc. Bot. Pol. **23**: 229–242 (poln., engl. Zusfg.). – BENSON, L. 1936: Pacific States *Ranunculi* II. Amer. J. Bot. **23**: 169–176; 1939: The taxonomic significance of the nectary scale in *Ranunculus*. Amer. J. Bot. **26**: 677; 1940: The North American subdivisions of *Ranunculus*. Amer. J. Bot. **27**: 799–807; 1947: Geographical distribution problems in *Ranunculus*. Amer. J. Bot. **34**: 605; 1948: A treatise on the North American *Ranunculi*. Amer. Midl. Nat. **40**: 1–265; 1954: Supplement to a treatise on the North American *Ranunculi*. Amer. Midl. Nat. **52**: 328–369. – BERGMANN, M. 1944: Vergleichende Untersuchungen über die Anatomie schweizerischer *Ranunculus*-Arten und deren Gehalt an Anemonol und Saponin. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **54**: 399; 1956: Über die Chemie, Toxikologie und Pharmakologie von hautreizenden Drogen mit besonderer Berücksichtigung der *Ranunculus*-Arten. Schweiz. Apoth. Z. **84**: 233. – BÖCHER, T. 1938: Cytological studies in the genus *Ranunculus*. Dansk Bot. Ark. **9**: 1–33. – BORNAND C., A. GYGAX, P. JUILLERAT, M. JUTZI, A. MÖHL, S. ROMETSCH, L. SAGER, H. SANTIAGO & S. EGGENBERG 2016: Rote Liste Gefäßpflanzen. Gefährdete Arten der Schweiz. Bundesamt für Umwelt, Bern und Info Flora, Genf. Umwelt-Vollzug Nr. 1621. – BOT, J. & M. R. van der SPOEL-WALVIUS, 1968: Description of *Ranunculus repens* L. and *Ranunculus arvensis* L. pollen. Acta Bot. Neerl. **17**: 173–182. – BUKOWIECKI, H. & I. ZAREBSKA 1966: Anatomy of vegetative organs of *Ranunculus lanuginosus* L. species and several other buttercups possessing antibiotic properties. (poln., engl. Zusfg.) Pol. Pharm. **23**: 164–167. – BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (BFN) 2021: FloraWeb. Published at <https://www.floraweb.de>. – CLARKE, G. C. S., W. PUNT & P. P. HOEN 1991: The Northwest European Pollen Flora, 51. RANUNCULACEAE. Review of Palaeobotany and Palynology **69**: 117–271. – CONEN, L. P. 1939: The chromosomes of *Ranunculus*. Amer. J. Bot. **26**: 49–58. – COOK, C. D. K. 1966: A monographic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. GRAY. Mitt. Bot. Staatssamml. München **6**: 46–237; 1969: On determination of leaf form in *Ranunculus aquatilis*. New Phytol. **68**: 469–480. – COOPER, E. J. 2004: Out of sight, out of mind: thermal acclimation of root respiration in Arctic *Ranunculus*. Arct. Alp. Res. **36**: 308–313. – DAVIS, P. H. 1960: Materials for a flora of Turkey: IV. Ranunculaceae: II. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh **23**: 103–161. – DIOSDADO, J. & C. J. PASTOR 1993: Karyological studies of some orophyte taxa of the genus *Ranunculus* L. from the Iberian Peninsula. Bot. J. Linn. Soc. **111**: 23–35; 1996. Consideraciones citotaxonómicas del género *Ranunculus* L. (Ranunculaceae) en la Península Ibérica. Anal. Jard. Bot. Madrid **54**: 166–178. – DOBEŠ, E. & E. VITEK 2000: Documented chromosome number checklist of Austrian vascular plants. Naturhist. Museum Wien, Wien. – D’OVIDIO, R. & P. MARCHI 1990: DNA content, karyotype structure analysis and karyotype symmetry in *Ranunculus* L. (Ranunculaceae). Italian Species belonging to sections *Flammula* (WEBB) BENSON and *Micranthus* (OVZ.) NYARADY. Caryologia **43**: 99–115. – EICHLER, H. J. 1958: Revision der Ranunculaceen Malesiens. Bibl. Bot. **124**: 1–110, 7 Tabellen. – EMADZADE, K., C. LEHNEBACH, P. LOCKHART & E. HÖRANDL 2010: A molecular phylogeny, morphology and classification of genera of Ranunculeae (Ranunculaceae). Taxon **59**: 809–828. – EMADZADE, K., B. GEHRKE, H. P. LINDER & E. HÖRANDL, 2011: The biogeographical history of the cosmopolitan genus *Ranunculus* L. (Ranunculaceae) in the temperate to meridional zones. Molec. Phylog. Evol. **58**: 4–21. – EMADZADE, K. & E. HÖRANDL 2011: Northern Hemisphere origin, transoceanic dispersal, and diversification of Ranunculeae DC. (Ranunculaceae) in the Cenozoic. J. Biogeogr. **38**: 517–530. – EMADZADE K., M. LEBMANN, M. H. HOFFMANN, N. TKACH, F. LONE & E. HÖRANDL 2015: Phylogenetic relationships and evolution of high mountain buttercups (*Ranunculus*) in North America and Central Asia. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. **17**: 131–141. – ERDTMAN, G., 1943: An Introduction

to Pollen Analysis. Waltham, Massachusetts. – FISHER, F. J. F. 1965: The alpine *Ranunculi* of New Zealand. DSIR Publishing, Wellington, New Zealand. – 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. – GALSTERER, S., M. MUSSO, A. ASENBAUM & D. GOEPFERT 1974: Karyotypes and DNA content in species of *Ranunculus* L. and related genera. *Bot. Not.* **127**: 464–489. – GREGSON, H. M. 1965: Chromosome morphology and cytogenetics in the genus *Ranunculus* L. Ph. D. Thesis, University of Liverpool. 349 pp. – GLÜCK, H. 1911: Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. 3. Teil: Die Uferflora. G. Fischer, Jena; 1936: in PASCHER, A. Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas. 15. Jena. – GRIME, J. P., J. G. HODGSON, & R. HUNT 1988: Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to British Species. pp 486–487. Unwin Hyman, London. – GYÖRFFY, B. 1959: Cytological observations in the genus *Ranunculus*. *Acta Biol. Acad. Sci. Hung.* **1**, Suppl. 3: 33. – HAGERUP, O. 1950: Rain-pollination in butter-cup. *Biol. Meddel. Kongel. Danske Vidensk. Selsk.* **18**: 1–19. – HEGLAND, S. J. & O. TOTLAND. 2007: Pollen limitation affects progeny vigour and subsequent recruitment in the insect-pollinated herb *Ranunculus acris*. *Oikos* **116**: 1204–1210. – HESSE, M. 1980: Attachment of pollen on flower-visiting insects by pollenkitt and viscin threads. *Pl. Syst. Evol.* **133**: 135–148. – HILL, R. & R. VANHEYNINGEN. 1951: Ranunculin – the precursor of the vesicant substance of the buttercup. *Biochem. J.* **49**: 332–335. – HÖRANDL, E. 2018: The classification of asexual organisms: old myths, new facts, and a novel pluralistic approach. *Taxon* **67**: 1066–1081. – HÖRANDL, E., C. DOBEŠ & M. LAMBROU, 1997: Chromosomen- und Pollenuntersuchungen an österreichischen Sippen des *Ranunculus auricomus*-Komplexes. *Bot. Helv.* **107**: 195–209. – HÖRANDL, E. & E. RAAB-STRAUBE 2015: Ranunculaceae. – In: Euro+Med Plantbase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. [ww2.bgbm.org](http://ww2.bgbm.org). – HÖRANDL, E., C. DOBES, J. SUDA, P. VIT, T. URFUS, E. M. TEMSCH, A. C. COSENDI, J. WAGNER & U. LADINIG. 2011: Apomixis is not prevalent in subnival to nival plants of the European Alps. *Ann. Bot.* **108**: 381–390. – HÖRANDL E. & K. EMADZADE 2011. The evolution and biogeography of alpine species in *Ranunculus* (Ranunculaceae) – a global comparison. *Taxon* **60**: 415–426. – HÖRANDL, E. & K. EMADZADE 2012: Evolutionary classification: A case study on the diverse plant genus *Ranunculus* L. (Ranunculaceae). *Persp. Plant Ecol. Evol.* **14**: 310–324. – HÖRANDL, E., O. PAUN, J. JOHANSSON, C. LEHNEBACH, T. ARMSTRONG & P. LOCKHART 2005: Phylogenetic relationships and evolutionary traits in *Ranunculus* s.l. (Ranunculaceae) inferred from ITS sequence analysis. *Molec. Phylog. Evol.* **36**: 305–327. – HOFFMANN M. H., B. HAGEN, E. HÖRANDL, M. RÖSER & N. TKACH, 2010: Sources of the arctic flora: origins of arctic species in *Ranunculus* and related genera. *Int. J. Pl. Sci.* **171**: 90–106. – HOWARD, J. A. & S. G. TUCKER 1964: Analysis of petal venation in *Ranunculus*. 2. Number and position of dichotomies in *R. repens* var. *pleniflorus*. *Bot. Gaz. (Chicago)* **125**: 13–26. – HUBER, W. 1988: Natürliche Bastardierungen zwischen weißblühenden *Ranunculus*-Arten in den Alpen. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* **100**: 1–160. – HULTÉN, E. & M. FRIES. 1986. Atlas of North European Vascular Plants (North of the Tropic of Cancer): 3 vols. Koeltz Scientific Books. – HUZIWARA, W. & S. KONDO 1955: Karyotype analysis in *Ranunculus*. *Hyogo Biol.* **3**: 62–65. – INFO FLORA 2021: Das nationale Daten- und Informationszentrum der Schweizer Flora. Published at <https://www.infoflora.ch>. – JALAS J. & J. SUOMINEN 1989: Atlas Florae Europaeae 8. Nymphaeaceae to Ranunculaceae. Committee for Mapping the Flora of Europe: Helsinki. – JANCHEN, E. 1949: Die systematische Gliederung der Ranunculaceen und Berberidaceen. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl.* **108**: 1–82. – JENSEN, K. 1998: Species composition of soil seed bank and seed rain of abandoned wet meadows and their relation to aboveground vegetation. *Flora* **193**: 345–359. – JOHANSEN, D. A. 1950: Plant Embryology. *Chronica Botanica*, Waltham, Massachusetts. – JOHANSSON, J. T. 1995: A revised chloroplast DNA phylogeny of the Ranunculaceae. *Pl. Syst. Evol., Suppl.* **9**: 253–261. – JOHANSSON, J. T. 1998: Chloroplast DNA restriction site mapping and the phylogeny of *Ranunculus* (Ranunculaceae). *Pl. Syst. Evol.* **213**: 1–19. – JOHANSSON, J. T. & R. K. JANSEN

1991: Chloroplast DNA variation among five species of Ranunculaceae: structure, sequence divergence, and phylogenetic relationships. *Pl. Syst. Evol.* **178**: 9–25; 1993: Chloroplast DNA variation and phylogeny of the Ranunculaceae. *Pl. Syst. Evol.* **187**: 29–49. – KARBSTEIN K., S. TOMASELLO, L. HODAC, F. G. DUNKEL, M. DAUBERT & E. HÖRANDL 2020: Phylogenomics supported by geometric morphometrics reveals delimitation of sexual species within the polyploid apomictic *Ranunculus auricomus* complex (Ranunculaceae). *Taxon* **69**: 1191–1220. – KELEMEN, C. D., M. HOUDKOVA, K. URBANOVA, S. BADARAU, D. GUREAN, D. PAMFIL & L. KOKOSKA 2019: Chemical composition of the essential oils of aerial parts of *Aconitum*, *Anemone* and *Ranunculus* (Ranunculaceae) species from Romania. *J. Essential Oil Bearing Plants* **22**: 728–745. – KIM, J., Y. JOO, J. KYUNG, M. JEON, J. Y. PARK, H. G. LEE, D. S. CHUNG, E. LEE & I. LEE. 2018 : A molecular basis behind heterophylly in an amphibious plant, *Ranunculus trichophyllus*. *Plos Genetics* **14**: 21. – KÜPFER, P. 1974: Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* **23**: 1–322. – KÜRBS, S. 1973: Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Studien an Ranunculaceen-Fiederblättern. Teil I, II. *Bot. Jahrb. Syst.* **93**: 130–167, 325–371. – KURITA, M. 1958b: Chromosome studies in Ranunculaceae. IX. Comparison of chromosome volume between a 14- and a 16-chromosome species in *Anemone* and in *Ranunculus*. *Rep. Biol. Inst. Ehime Univ.* **6**: 1–7. – KUTSCHERA L. & E. LICHTENEGGER 1992: Wurzelatlas mitteleuropäischer Gefäßpflanzen. Band 2. Pteridophyta und Dicotyledoneae (Magnoliopsida). Teil 1. G. Fischer, Stuttgart. – LANGLET, O. 1932: Über Chromosomenverhältnisse und Systematik der Ranunculaceae. *Svensk. Bot. Tidskr.* **26**: 381–400. – LARTER, L. N. H. 1932: Chromosome variation and behaviour in *Ranunculus* L. *J. Genet.* **26**: 255–283. – LEHNEBACH, C. A., A. CANO, C. MONSALVE, P. MCLENACHAN, E. HÖRANDL & P. J. LOCKHART 2007: Phylogenetic relationships of the monotypic Peruvian genus *Laccopetalum* (Ranunculaceae). *Pl. Syst. Evol.* **264**: 109–116. – LEINFELLNER, W. 1959: Über die röhrenförmige Nektarschuppe an den Nektarblättern verschiedener *Ranunculus*- und *Batrachium*-Arten. *Österr. Bot. Zeitschr.* **111**: 78–83. – LOCKHART, P. J., P. A. MCLENACHAN, D. HARELL, D. GLENNY, D. HUSON & U. JENSEN. 2001: Phylogeny, dispersal and radiation of New Zealand alpine buttercups: molecular evidence under split decomposition. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **88**: 458–477. – LONAY, H. 1901: Contribution a l’anatomie des Renonculacees. Structure des pericarps et des sporoderms. *Arch. Bot.* **8**: 1–55. – LÖVKVIST, B. & U.-M. HULTGÄRT 1999: Chromosome numbers in south Swedish vascular plants. *Opera Bot.* **137**: 1–42. – LUNDQVIST, A. 1994: The self-incompatibility system in *Ranunculus repens* (Ranunculaceae). *Hereditas* **120**: 151–157; 1998: Disomic control of self-incompatibility in the tetraploid *Ranunculus repens* (Ranunculaceae). *Hereditas* **128**: 181–183. – LUNDQVIST, A., U. OSTERBYE, K. LARSEN & I. LINDE-LAURSEN. 1973: Complex self-incompatibility systems in *Ranunculus acris* L. and *Beta vulgaris* L. *Hereditas* **74**: 161–168. – MALAKHA, E. V. 1988: Using stamen and fruit characters in the taxonomy of the genus *Ranunculus* (based on species from the flora of the Soviet Far East). *Bot. Zhurn.* **73**: 1712–1722. – MARCHI, P. & L. VISONA 1982: Numeri cromosomici per la flora Italiana: 889–905. *Inform. Bot. Ital.* **14**: 248–258. – MERXMÜLLER H. 1954: Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. Teil 3. *Jahrbuch des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen und -Tiere* **19**: 97–139. – MEUSEL H., E. JÄGER & E. WEINERT 1965: Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora, Band 1. G. Fischer: Jena. – MIROSLAVOV, E. A., E. V. VOZNESENSKAYA & L. S. BUBOLO 1996: Chloroplast structure in northern plants in relation to chloroplast adaptation to arctic conditions. *Russian J. Pl. Phys.* **43**: 325–330. – MOURAD, M. M., K. A. HAMED & A. S. M. AL NOWAIHA 2000: The morphology and anatomy of the achene in certain species of sub-family Ranunculoideae (Ranunculaceae) with special reference to the achene vasculature. *Taekholmia* **20**: 33–49. – MÜLLER-SCHNEIDER, P. 1986: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens (Diasporology of the Spermatophytes of the Grisons (Switzerland). *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* **85**: 1–263. – NEAG, T., C. C. TOMA, N. OLAH & A. ARDELEAN 2017: Polyphenols profile and antioxidant activity of some romanian *Ranunculus* species. *Studia Univ. Babeş-Bolyai Chemia* **62**: 75–88. – NEAG, T., N. K. OLAH, D. HANGANU, D. BENEDEC,

F. F. PRIPON, A. ARDELEAN & C. C. TOMA. 2018: The anemonin content of four different *Ranunculus* species. *Pakistan J. Pharmac. Sci.* **31**: 2027–2032. – NIKLFELD H. & L. SCHRATT-EHRENDORFER 1999: Rote Liste gefährdeter Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta und Spermatophyta) Österreichs. 2. Fassung. In NIKLFELD H. & al.: Rote Listen gefährdeter Pflanzen Österreichs. 2. Neubarb. Aufl. S. 33–130. Grüne Reihe des Bundesministeriums für Umwelt, Jugend und Familie (Wien 10). Graz: Austria Medienservice. – NOGLER, G. A. 1984: Genetics of apospory in apomictic *Ranunculus*. V. Conclusion. *Bot. Helv.* **94**: 411–422. – NOLF, M., A. ROSANI, A. GANTHALER, B. BEIKIRCHER & S. MAYR 2016: Herb hydraulics: inter- and intraspecific variation in three *Ranunculus* species. *Plant Physiol.* **170**: 2085–2094. – OVCZINNIKOV, P. N. 1937: *Ranunculus*. In KOMAROV, V. (Ed.) *Fl. URSS* **7**: 35 1–509. – PARKIN, J. 1928: The glossy petal of *Ranunculus*. *Ann. Bot.* **42**: 739–755; 1929: Reduced flowers of *Ranunculus*. *Nature* **123**: 911; 1931: The structure of the starch layer in the glossy petal of *Ranunculus*. *Ann. Bot.* **45**: 201–205. – PATEL, T. K. & C. D. K. COOK 1972: Embryological studies on *Ranunculus tripartitus* (Ranunculaceae). *Bot. Jahrb.* **91**: 438–461. – PAUN, O., C. LEHNEBACH, J. T. JOHANSSON, P. LOCKHART & E. HÖRANDL 2005: Phylogenetic relationships and biogeography of *Ranunculus* and allied genera in the Mediterranean and the European alpine system (Ranunculaceae). *Taxon* **54**: 911–930. – PAUN, O., T. F. STUESSY & E. HÖRANDL, 2006: The role of hybridization, polyploidization and glaciation in the origin and evolution of the apomictic *Ranunculus cassubicus* complex. *New Phytol.* **171**: 223–236. – PICKERING, C. M. 1997a: Breeding systems of Australian *Ranunculus* in the alpine region. *Nord. J. Bot.* **17**: 613–620; 1997b: Reproductive strategies and constraints of alpine plants as illustrated by five species of Australian alpine *Ranunculus*. *Opera Bot.* **132**: 101–108. – PRANTL, K. 1887: Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. *Bot. Jahrb. Syst.* **9**: 225–273. – RO, K. E., C. S. KEENER & B. A. MCPHERON 1997: Molecular phylogenetic study of the Ranunculaceae: Utility of the nuclear 26S ribosomal DNA in inferring intrafamilial relationships. *Mol. Phylog. Evol.* **8**: 117–127. – ROHWEDER, O. 1967: Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **77**: 376–432. – SANTISUK, T. 1979: A palynological study of the tribe Ranunculeae. *Opera Bot.* **48**: 1–74. – SCHÖNFELDER P. & A. BRESINSKY 1990: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns. E. Ulmer: Stuttgart. – SEDIVY, C., R. PISKORSKI, A. MULLER & S. DORN 2012: Too low to kill: concentration of the secondary metabolite Ranunculin in buttercup pollen does not affect bee larval survival. *J. Chem. Ecol.* **38**: 996–1002. – SOÓ, R. 1966: Übersicht kritischer Formenkreise in der Flora von Mittel- und Südosteuropa I. *Ann. Univ. Sci. Bud.* **8**: 285–295. – STEINBACH, K. & G. GOTTSBERGER 1994: Phenology and pollination biology of five *Ranunculus* species in Giessen, Central Germany. *Phyton* **34**: 203–218. – TAMURA, M. 1967: Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae 7. *Sci. Rep. Osaka Univ.* **16**: 21–43; 1993: Ranunculaceae. In: KUBITZKI, K., J. G. ROHWER, & V. BITTRICH, (Eds.), *The families and genera of vascular plants. 2. Flowering plants. Dicotyledons, Magnoliid, hamamelid, and caryophyllid families*, pp. 563–583. Berlin: Springer; 1995: Angiospermae. Ordnung Ranunculales. Fam. Ranunculaceae. II. Systematic Part. In: HIEPKO, P. (Ed.), *Natürliche Pflanzenfamilien*, ed. 2, 17aIV, pp. 223–519. Berlin: Duncker & Humblot. – TOMASELLO, S., K. KARBSTEIN, L. HODAC, C. PAETZOLD & E. HÖRANDL 2020: Phylogenomics unravels Quaternary vicariance and allopatric speciation patterns in temperate-montane plant species: A case study on the *Ranunculus auricomus* species complex. *Molec. Ecol.* **29**: 2031–2049. – TOMASZEWSKI, A. 1959: Cytological studies in four species of the genus *Ranunculus* L. *Acta Soc. Bot. Pol.* **28**: 695–794 (poln., engl. Zusfg.). – TROLL, W. 1934: Über Bau und Nervatur der Karpelle von *Ranunculus*. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **52**: 214–220; –1939: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen: Bd. 2. Vegetationsorgane. Berlin: Borntraeger. – TRZASKI, L. 1999: Xylem distribution in the achene of some European *Ranunculus* species as a taxonomical criterion of *Ranunculus* genus. *Phytomorphology* **49**: 241–251. – TUTIN, T. G. & J. R. AKEROYD 1993: *Ranunculus* L. in: TUTIN, T. G., N. A. BURGESS, A. O. CHATER, J. R. EDMONDSON, V. H. HEYWOOD, D. M. MOORE, D. H. VALENTINE, S. M. WALTERS & D. A. WEBB (EDS.), *Flora Europaea Volume 1, Psilotaceae to Platanaceae, 2. Aufl.*, S. 269–290. Cambridge Univ. Press,

Cambridge. – URSCHLER, J. 1968: Ursache und Vorkommen einer fermentabhängigen Grünfärbung gelber *Ranunculus*-Blüten. *Phyton* (Austria) **13**: 15–43. – WHITTEMORE, A. 1997: *Ranunculus*. In Flora of North America Committee (eds.), Flora of North America North of Mexico, vol. 3. Magnoliophyta: Magnoliidae and Hamamelidae, pp. 88–135. New York, U.S.A.: Oxford Univ. Press. – WILHALM T. & A. HILPOLD 2006. Rote Liste der gefährdeten Gefäßpflanzen Südtirols. *Gredleriana* **6**: 115–198. – XU, L. L., T. J. LI, L. LIAO, H. S. DENG & X. J. HAN 2013: Reticulate evolution in *Ranunculus cantonensis* polyploid complex and its allied species. *Plant Syst. Evol.* **299**: 603–610. – YOUNG, J. P., T. A. DICKINSON, & N. G. DENGLER 1995: A morphometric analysis of heterophyllous leaf development in *Ranunculus flabellaris*. *Int. J. Plant Sci.* **156**: 590–602.

Einjährige oder ausdauernde Kräuter, Land- oder Wasserpflanzen. Wurzeln meist sprossbürtig, fadenförmig oder fleischig, verlängert (Zugwurzeln) oder knollenförmig verdickt (Wurzelknollen). Blattstellung spiralig. Laubblätter meist dreiteilig bis handförmig geteilt bis vielfach geteilt mit fadenförmigen Zipfeln (Wasserpflanzen), seltener ungeteilt. Stängelblätter den Grundblättern ähnlich, kürzer gestielt, oder hochblattartig. Blüten einzeln (fakultative Uniflorie) oder in lockeren, cymösen Blütenständen, radiär, zwittrig. Äußere Blütenhüllblätter (= Kelchblätter) meist 5, oval, grün oder gelbgrün, den Kronblättern anliegend, abstehend oder zurückgeschlagen. Innere Blütenhüllblätter (= nektarfertile Kronblätter, nur bei *R. repens* und *R. acris* nektarsterile Kronblätter) meist 5, gelegentlich mehr (gefüllte Blüten z. B. bei *R. kuepferi* und *R. cassubicifolius*) oder z. T. unvollständig oder unvollständig ausgebildet (*R. auricomus* agg.), meist viel größer als die Kelchblätter, größte Breite in oder über der Mitte, gelb oder weiß, seltener rötlich, glänzend oder matt (mit oder ohne reflektierender Stärkeschicht), am Grunde mit nackter oder von einer Schuppe bedeckter oder auch fehlender Nektargrube. Staubblätter zahlreich. Fruchtblätter zahlreich, auf kugeligem, eiförmigem oder zylindrischem, kahlem oder behaartem Blütenboden (im Fruchtzustand als Torus bezeichnet), einsamig mit grundständiger, anatropischer (umgewendeter) Samenanlage. Früchtchen einsamige Nüsschen, mit einer Sklerenchym-Schicht, seitlich mehr oder weniger zusammengedrückt oder gewölbt, mit oder ohne ausgeprägte Nervatur, rundlich bis verkehrt-eiförmig, manchmal gekielt bis geflügelt, selten mit hakigen Fortsätzen (*R. arvensis*), durch den bleibenden Griffelrest meist mehr oder weniger geschnäbelt. Nüsschen eine kugelförmige, eiförmige bis zylindrische Sammelfrucht bildend, zur Fruchtreife einzeln abfallend.

**Artenzahl und Verbreitung.** *Ranunculus* ist in der Familie die artenreichste Gattung. Die Zahlenangaben schwanken zwischen 400 (BUCHHEIM 1964, in ENGLERS Syllabus der Pflanzenfamilien, Vol. 2) und rund 800 Arten (JANCHEN 1949). Nach der Bearbeitung der Familie der Ranunculaceae durch TAMURA (1995) ergibt sich nach Auszählung der einzelnen Gattungen eine Zahl von von c. 540 Arten. TAMURA (1995) selbst geht insgesamt von rund 600 Arten aus. Selbst bei Anwendung eines engeren Artbegriffs ist die geschätzte Zahl von JANCHEN (1949) nicht zu erreichen, da aus dem Hauptverbreitungsgebiet der Gattung, der floristisch relativ gut erschlossenen Holarktis, sicherlich keine 50 oder gar mehr Neufunde zu erwarten sind (die zahlreichen apomiktischen Taxa des *R. auricomus* agg. sind hier nicht berücksichtigt, zur Problematik des Artbegriffs s. HÖRANDL (2018).

**Systematische Stellung und Gliederung.** Die Gattung *Ranunculus* L. gehört zur Tribus Ranunculeae, die durch meist zwittrige Blüten, eine kelchblattartige äußere Blütenhülle, flächige innere Blütenhüllblätter (Kronblätter), eine Samenanlage mit einem Integument, Chromosomen vom *Ranunculus*-Typ und die Chromosomen-Grundzahlen  $x = 7$  und  $8$  charakterisiert ist (TAMURA 1993, EMADZADE et al. 2010). Im Gebiet gehören außer *Ranunculus* s. str. noch *Ficaria* SCHAEFFER, *Myosurus* L. und *Ceratocephala* MOENCH zu den Ranunculeae. Neuere molekularsystematische Untersuchungen haben gezeigt, dass die nächsten Verwandten von *Ranunculus* s. str. wahrscheinlich die südamerikanischen Gattungen *Krapfia* und *Laccopetalum* sind (LEHNEBACH et al. 2007), während *Aphanostemma* zur Gattung *Ranunculus* s. str. gehört (= *Ranunculus apiifolius*). Im Gebiet stehen die Gattungen *Myosurus* L.

und *Ceratocephala Ranunculus* am nächsten. *Ficaria* hingegen ist mit *Ranunculus* nicht näher verwandt (JOHANSSON 1998, HÖRANDL et al. 2005, PAUN et al. 2005, LEHNEBACH et al. 2007, EMADZADE et al. 2010, HÖRANDL & EMADZADE 2012). Daher wird diese Gattung hier von *Ranunculus* s.str. abgetrennt. Weitere, im Gebiet der Flora nicht verbreitete Gattungen der Ranunculaceae sind nach TAMURA (1993) und EMADZADE et al. (2010): *Krapfia*, *Laccopetalum*, *Kumlienia*, *Arcteranthis*, *Halerpestes*, *Oxygraphis*, *Peltocalathos*, *Callianthemoides*, *Cyrtorhyncha*, *Paroxygraphis*, *Hamadryas* und *Trautvetteria*. Nach HÖRANDL & EMADZADE (2012) sind auch *Beckwithia* und *Coptidium* abzutrennen. Die Eigenständigkeit dieser Gattungen, die sich vor allem durch Fruchtmerkmale von *Ranunculus* s. str. unterscheiden, wurde durch molekularsystematische Untersuchungen bestätigt. Die Untergliederung der Tribus Ranunculeae nach TAMURA (1995) wurde daher nach EMADZADE et al. (2010) revidiert.

Die Gliederung der Gattung basiert auf der phylogenetischen Analyse von DNA-Sequenzen, morphologischen und karyologischen Merkmalen (HÖRANDL & EMADZADE 2012). Die früher oft zur Gliederung verwendeten vegetativen Merkmale (Lebensweise, Wurzelbildung, Blattform) sind in der Gattung mehrfach entstanden und zu einer Gattungsgliederung nicht geeignet. Die oft sehr auffällige Ausbildung der Wurzeln ist an den Lebensraum angepasst: Wasser- und Sumpfpflanzen sowie Annuelle haben meist dünn-fädige Wurzeln; Landpflanzen mesischer Standorte und Gebirgspflanzen bilden mehr oder weniger fleischige, langgestreckte Wurzeln aus, während Pflanzen sommertrockener Gebiete neben fadenförmigen Nährwurzeln knollenförmig verdickte Wurzeln bilden. Auch die früher oft hoch bewertete Reduktion der Zahl der Keimblätter, die bei *Ficaria verna* und manchen *Ranunculus*-Arten (*R. glacialis*, *R. parnassifolius*) beobachtet wurde, scheint wenig relevant zu sein (bei *Ficaria verna* als Synkolytie betrachtet, siehe dort). Taxonomisch relevante morphologische Merkmale sind die Form des Nektariums, die Ausbildung einer Stärkeschicht in den Kronblättern (diese dadurch mehr oder weniger glänzend), die Form des Früchtchens (seitlich gewölbt oder zusammengedrückt), die Aderung und Feinskulpturierung der Fruchtoberfläche (letztere ist erst ab 40facher Vergrößerung zu erkennen), sowie möglicherweise auch die Pollen-Morphologie (vgl. SANTISUK 1979). Wertvolle karyologische Merkmale sind vor allem die Chromosomen-Grundzahl ( $x = 7$  oder  $8$ ) und auch die Ausbildung der Karyotypen (GOEPFERT 1974, BALTISBERGER & HÖRANDL 2016). Die vorliegende Gliederung der Gattung *Ranunculus* (unter Einschluss von *Batrachium* und unter Ausschluss von *Ceratocephala* und *Ficaria*) berücksichtigt die Gliederungen von BENSON (1948), TAMURA (1995) und richtet sich nach HÖRANDL & EMADZADE (2012). Nach dem derzeitigen Kenntnisstand kann keine der von TAMURA (1995) unterschiedenen Untergattungen aufrecht erhalten werden; die früher oft als Subgenus *Ficaria* unterschiedene Gruppe wird als eigene Gattung *Ficaria* abgetrennt, während das frühere Subgenus *Batrachium* eine relativ junge, stark abgeleitete Gruppe darstellt, die hier als Sektion klassifiziert wird. Die von TAMURA (1995) aufgestellte Untergattung *Crymodes* ist polyphyletisch und muss daher aufgelöst werden, der einzige heimische Vertreter (*R. glacialis*) wird hier in die Sektion *Aconitifolii* einbezogen. Innerhalb von *Ranunculus* s.str. können zwei Untergattungen unterschieden werden: das mehr temperat bis arktisch (subantarktisch) verbreitete, paraphyletische Subgenus *Auricomus*, sowie das monophyletische, vorwiegend temperat bis tropische Subgenus *Ranunculus* (HÖRANDL & EMADZADE 2012); → **Abb. 1**. Weiters zeichnen sich weltweit zahlreiche morphologisch und molekular gut definierte Gruppen ab, die hier als Sektionen klassifiziert werden (s. unten).

Zum besseren Verständnis seien daher die wichtigsten Unterschiede zur Sektionsgliederung von TAMURA (1995) zusammengefasst: nach HÖRANDL & EMADZADE (2012) sind nur wenige der traditionellen Sektionen bei TAMURA (1995) tatsächlich monophyletisch (im Gebiet nur Sektion *Thora*, weiters die neuseeländische Sektion *Pseudadonis*). Die Sektionen *Epirotes*, *Leucoranunculus*, *Aconitifolii*, *Crymodes* und *Ranuncella* sind in ihrem Umfang verändert. Die entsprechenden Kladen (s. → **Abb. 1**) bilden bei JOHANSSON (1998) einen gemeinsamen Zweig und sind auch nach Pollenmerkmalen (vorwiegend tricolpat) und Karyologie („Bauer“-Karyotyp) vermutlich nah verwandt. Die hier weit gefasste

Sektion *Hecatonia* ist durch die Abspaltung der stark abgeleiteten Sektion *Batrachium* paraphyletisch. Sektion *Auricomus* (= sect. *Ranunculus* sensu TAMURA 1995) hingegen ist bei Beschränkung auf die nordhemisphärischen Arten (vgl. HÖRANDL et al. 2005) monophyletisch. Auch in der Sektion *Flammula* gibt es sehr gute Übereinstimmungen mit einer großen Klade, allerdings ist *R. lateriflorus*, bei TAMURA (1995) ein Vertreter einer eigenen Sektion (*Micranthus*), hier einbezogen. Deutliche Abweichungen ergeben sich bei der früheren Sektion *Echinella*, die sich als polyphyletisch erwiesen hat. Hier ist besonders die isolierte Stellung von *R. arvensis* im Vergleich zu den annuellen Arten *R. chius* und *R. parviflorus* (→ **Abb. 1.**) hervorzuheben. Die beiden letzteren gehören zur Sektion *Ranunculus*. Die frühere Sektion *Ranunculus* s.l. (= Sekt. *Acris*) ist polyphyletisch. In der hier vorgestellten engeren Fassung ist Sektion *Ranunculus* monophyletisch und durch die Chromosomenrundzahl  $x = 7$  gekennzeichnet. Die Vertreter von sect. *Ranunculus* sind nicht näher mit der sect. *Polyanthemos* verwandt, worauf bereits frühere Kreuzungsexperimente hingewiesen haben (BALDISBERGER 1981b). Die früher auch zur Sektion *Ranunculus* gestellte, oft als Einheit gesehene *R. montanus*-Gruppe zeigt eine nahe Verwandtschaft zur mediterran-makaronesischen bis irano-turanischen Sektion *Ranunculastrum*. Sie zerfällt in zwei Gruppen, die hier als Sektionen gefasst werden. Die große Sektion *Ranunculastrum* ist dadurch paraphyletisch, wird aber aufgrund ihrer morphologischen und ökologischen Eigenständigkeit beibehalten.

Die verwandtschaftlichen Zusammenhänge der Sektionen zueinander konnten durch eine Kombination molekularer und morphologischer Daten von HÖRANDL & EMADZADE (2012) weitgehend geklärt werden. Polytomien in phylogenetischen Rekonstruktionen treten vor allem innerhalb der alpinen Gruppen auf und sind möglicherweise auf das Fehlen von ursprünglichen Ausgangssippen zurückzuführen. Aufgrund der Vergletscherungen während des Pleistozäns ist vor allem in der Nordhemisphäre ein weitgehendes Aussterben tertiärer Basalsippen anzunehmen, wodurch die Rekonstruktion der Phylogenie anhand von rezenten, durchwegs als abgeleitet anzusehenden Arten erschwert wird. Retikulate Evolution ist bei *Ranunculus* ebenfalls häufig (vgl. HÖRANDL et al. 2005, LOCKHART et al. 2001, HÖRANDL & EMADZADE 2012) und kann ebenfalls zu einer geringen Auflösung in phylogenetischen Rekonstruktionen führen. Aus geographischer, ökologischer, morphologischer und teilweise phylogenetischer Sicht lassen sich zwei Gruppen von Sektionen unterscheiden, die hier als Untergattungen klassifiziert werden: 1. Subgenus *Auricomus* mit den Sektionen *Epirotas*, *Leucoranunculus*, *Ranuncella*, *Aconitifolii*, *Thora*, *Hecatonia*, *Batrachium*, *Auricomus* und *Flammula* ist vorwiegend temperat bis arktisch (antarktisch) verbreitet, die Arten tendieren eher zu kühleren, feuchteren bis aquatischen Standortsbereichen und azonalen Extremstandorten. Die Nüsschen sind mehr oder weniger gewölbt, der tricolpate Pollentyp ist vorherrschend. Sektion *Flammula* ist auch in tropischen Gebirgen verbreitet und steht phylogenetisch zwischen den beiden Großgruppen (EMADZADE et al. 2011). 2. Subgenus *Ranunculus* mit den Sektionen *Echinella*, *Ranunculus*, *Polyanthemos*, *Oreophili*, *Euromontani* und *Ranunculastrum* hingegen ist vorwiegend meridional bis temperat sowie austral verbreitet, die Arten tendieren mehr zu mesischen, klimaxnahen bis (sommer-)trockenen Standorten; hierzu gehören auch Arten tropischer Gebirge; s. HÖRANDL & EMADZADE (2012). Die Früchte sind mehr oder weniger zusammengedrückt, abgeleitete Pollentypen (s. Palynologie) sind vorherrschend.

**Untergattung *Auricomus*** SPACH 1839 s.l. Nüsschen bauchig, nicht seitlich zusammengedrückt. Karyotyp: vier metazentrische und vier submetazentrische Chromosomen. Kronblätter gelb oder weiß. Nektarschuppe variabel, überwiegend seitlich geschlossen (taschen-, tüten- oder ringförmig). → **Abb. 1.**

**Sektion *Epirotas*** (PRANTL) L. BENSON 1936 (Sektion *Leucoranunculus* sensu TAMURA 1995 p.p.). Typus: *R. alpestris* L. Ausdauernde Landpflanzen; Kronblätter weiß, ohne Stärkeschicht; Nektarschuppe nicht ausgebildet, Nektargrube basal durch eine gebogene Rippe begrenzt; Nüsschen seitlich stark gewölbt, nicht geadert, Oberflächen-Feinstruktur runzelig;  $x = 8$ . Monophyletisch. 1. *R. alpestris*, 2. *R. traunfellneri*, 3. *R. bilobus*. Mittel- bis südeuropäische Gebirgspflanzen. BENSON (1936) typisierte

den Sektionsnamen mit *R. alpestris* L., bezog jedoch zahlreiche gelbblühende nordamerikanische Arten ein, die nach neuerer Erkenntnis zur Sektion *Auricomus* gehören (siehe EMADZADE et al. 2010, HÖRANDL & EMADZADE 2012; → **Abb. 1**).

**Sektion *Leucoranunculus*** BOISS. 1867. Typus: *R. crenatus* WALDST. & KIT. Ausdauernde Landpflanzen; Kronblätter weiß, ohne Stärkeschicht. Nektarschuppe trichterförmig bis röhrenförmig (dem Kronblatt aufsitzend); Nüsschen seitlich gewölbt, nicht geadert; Oberflächen-Feinstruktur runzelig.  $x = 8$ . 4. *R. crenatus*. Die Art gehört nicht, wie bisher angenommen, zur *R. alpestris*-Gruppe, sondern steht nach molekularen Daten sowie der Form der Nektarschuppe eher der Sektion *Ranuncella* nahe, unterscheidet sich von dieser jedoch durch die glatten Nüsschen und das Fehlen einer Stärkeschicht in den Kronblättern; zu der Sektion gehört vermutlich auch *R. magellensis* aus dem Apennin (HÖRANDL & EMADZADE 2012), während die balkanische Art *R. cacuminis* mit den Arten von Sekt. *Aconitifolii* nächst verwandt ist (siehe MÜLLER & BALTISBERGER 1984, BALTISBERGER 1994). Mittel- bis südosteuropäische Gebirge.

**Sektion *Ranuncella*** (SPACH) FREYN 1880 (inkl. *R. sect. Chloeranunculus* JANCHEN ex TAMURA 1991, inkl. *sect. Acetosellifolii* TUTIN 1964). Typus: *R. parnassifolius* L. Ausdauernde Landpflanzen; Kronblätter weiß (selten rosa) oder gelb, mit unterbrochener, nur zwischen den Nerven ausgebildeter Stärkeschicht; Nektarschuppe trichterförmig bis röhrenförmig (dem Kronblatt aufsitzend); Nüsschen schwach bis stark gewölbt, netzadrig bis skulpturiert; Oberflächen-Feinstruktur schwach runzelig.  $x = 8$ . Besondere Merkmale: Laubblätter ungeteilt, mit parallelen Hauptadern. Monophyletisch. 5. *R. gramineus*, 6. *R. parnassifolius*. Südwest- bis Mitteleuropa.

**Sektion *Aconitifolii*** TUTIN 1964 (inkl. *R. sect. Crymodes* (A. GRAY) TUTIN 1964 p.p.). Typus: *R. aconitifolius* L. Ausdauernde Landpflanzen; Kronblätter weiß bis rötlich, ohne Stärkeschicht; Nektarschuppe trichterförmig bis röhrenförmig (dem Kronblatt aufsitzend); Nüsschen seitlich mehr oder weniger gewölbt, meist geadert, Oberflächen-Feinstruktur glatt bis runzelig.  $x = 8$ . Monophyletisch. 7. *R. glacialis*, 8. *R. aconitifolius*, 9. *R. platanifolius*, 10. *R. seguieri*, 11. *R. kuepferi*. Europäische Gebirge, circumarktisch. Außerhalb des Gebietes gehören *R. camissonis* (Beringien) und die am Balkan endemische *R. cacuminis* dazu.

**Sektion *Thora*** DC. 1824. Typus: *R. thora* L. Ausdauernde Landpflanzen. Kronblätter gelb, mit einer Stärkeschicht; Nektarschuppe taschenförmig; Nüsschen seitlich gewölbt, geadert, Oberflächen-Feinstruktur glatt bis runzelig.  $x = 8$ . Besondere Merkmale: Wurzeln oft sehr fleischig, aber verlängert. Monophyletisch. 12. *R. thora*, 13. *R. hybridus*. Mittel- und südeuropäische Gebirgspflanzen.

**Sektion *Hecatonia*** (LOUR.) DC. 1824 (inkl. *R. sect. Xanthobatrachium* (PRANTL) L. BENSON 1936). Typus: *Hecatonia palustris* LOUR. (= *R. sceleratus* L.). Annuelle, bienne bis perenne Sumpf- oder Wasserpflanzen. Kronblätter gelb, mit einer Stärkeschicht; Nektarschuppe variabel, gegabelt, U-förmig bis ringförmig bis taschenförmig; Nüsschen seitlich gewölbt, ohne ausgeprägte Adern, Oberflächen-Feinstruktur runzelig.  $x = 8$ . Besondere Merkmale: Früchtchen selten und nur schwach quergerippt; Torus stark vergrößert. 14. *R. sceleratus*. – Die Sektion wird hier wie bei BENSON (1940) weit gefasst und ist aufgrund der Abtrennung von Sektion *Batrachium* paraphyletisch<sup>5</sup>. Sektion *Hecatonia* ist in der gesamten Nordhemisphäre (v.a. temperat bis arktisch) und in Südamerika (antarktisch) verbreitet.

<sup>5</sup> Zur Rechtfertigung paraphyletischer Taxa siehe HÖRANDL (2006), *Taxon* **55**: 564–570 und HÖRANDL & EMADZADE (2012).

**Sektion *Batrachium*** DC. 1817 (*R.* subgen. *Batrachium* (DC.) PETERM. 1846; *Batrachium* (DC.) S. F. GRAY 1821). Typus: *R. hederaceus* L. Annuelle, biene bis perenne Sumpf- oder Wasserpflanzen. Kronblätter weiß, ohne Stärkeschicht; Nektarschuppe variabel, gebogen (halbmondförmig), oder geschlossen (ringförmig oder birnenförmig); Nüsschen seitlich gewölbt, nicht geadert, Oberflächen-Feinstruktur runzelig;  $x = 8$ . Besondere Merkmale: Nüsschen stets deutlich quergespalten. Torus nicht vergrößert. Laubblätter oft mit ausgeprägter Heterophyllie (Blätter mit einer breiten Spreite oder in haarfeine Segmente geteilt, oder beide Blattparten vorhanden, s. WIEGLEB (2020), <http://dx.doi.org/10.21248/gups.61482>). – Monophyletisch (HÖRANDL & EMADZADE 2012). Aufgrund der morphologischen Unterschiede, die traditionell taxonomisch sehr hoch bewertet wurden, wird diese stark abgeleitete Gruppe von Sektion *Hecatonia* abgetrennt, obwohl sie phylogenetisch in derselben großen Klade liegt und sich vermutlich aus dieser heraus entwickelt hat. Bei Sektion *Batrachium* liegt eine noch stärkere Anpassung an aquatische Standorte vor. 15 Arten in WIEGLEB (2020): *R. tripartitus*, *R. ololeucos*, *R. hederaceus*, *R. fluitans*, *R. pseudofluitans*, *R. penicillatus*, *R. baudotii*, *R. peltatus*, *R. saniculifolius*, *R. trichophyllus*, *R. aquatilis*, *R. kaufmannii*, *R. confervoides*, *R. rionii* und *R. circinatus*. Nahezu weltweit verbreitet.

**Sektion *Auricomus*** SCHUR 1866 (Sektion *Ranunculus* sensu TAMURA 1995; Sektion *Leucoranunculus* sensu BENSON 1936 p.p.). Typus: *R. auricomus* L. Ausdauernde Landpflanzen; Kronblätter gelb, mit einer Stärkeschicht; Nektarschuppe taschenförmig; Nüsschen seitlich schwach bis stark gewölbt, nicht geadert, Oberflächen-Feinstruktur runzelig.  $x = 8$ . Monophyletisch. 15./16. *R. auricomus*-agg. mit 15. *R. cassubicifolius* und 16. *R. notabilis* als sexuelle Arten, weiters 17. *R. pygmaeus*. Die Sektion ist vor allem arktisch-circumpolar bis temperat, in den zentralasiatischen Hochgebirgen und in Nordamerika mit zahlreichen Arten verbreitet (vgl. → **Abb. 1** und EMADZADE et al. 2015).

**Sektion *Flammula*** (WEBB ex SPACH) L. BENSON 1936 (inkl. *R.* sect. *Micranthus* OVCZ. ex TAMURA 1991, inkl. *R.* sect. *Casalea* [A. ST. HIL.] TAMURA 1991). Typus: *R. flammula* L. Annuelle, biene bis perenne Sumpf- oder Wasserpflanzen; Kronblätter gelb, mit einer Stärkeschicht; Nektarschuppe taschenförmig; Nüsschen seitlich gewölbt, nicht geadert, Oberflächen-Feinstruktur runzelig;  $x = 8$ . Besondere Merkmale: Blätter meist ungeteilt. Monophyletisch. 18. *R. lingua*, 19. *R. flammula*, 20. *R. reptans* und *R. lateriflorus* (früher im Nord-Burgenland vorkommend, im Gebiet ausgestorben). Die Sektion ist vermutlich weltweit an Feuchtstandorten verbreitet.

**Untergattung *Ranunculus***. Nüsschen seitlich zusammengedrückt. Karyotyp variabel, mit nur 2–3 metazentrischen und 5 submeta-, subtelo- bis akrozentrischen Chromosomen. Kronblätter meist gelb. Nektarschuppe überwiegend eine seitlich offene Klappe (→ **Abb. 1**).

**Sektion *Echinella*** DC. 1824. Typus: *R. arvensis* L. Annuelle Landpflanzen; Kronblätter gelb, mit einer Stärkeschicht; Nektarschuppe klappenförmig; Nüsschen seitlich zusammengedrückt, nicht geadert, Oberflächen-Feinstruktur fein papillös;  $x = 8$ . Besondere Merkmale: Früchtchen groß (>5 mm), sehr deutlich berandet, mit makroskopisch sichtbaren Stacheln, Haken oder Höckerchen besetzt (selten glatt). – Monotypisch; 21. *R. arvensis*. Nach neueren DNA-Analysen ist *R. arvensis* nicht näher mit anderen mediterranen Annualen verwandt; die Art steht innerhalb der Gattung sehr isoliert und ist nach neueren Untersuchungen mit ausdauernden Arten der irano-turanischen Region (sect. *Trisecti*) nächst verwandt (HÖRANDL & EMADZADE 2012).

**Sektion *Ranunculus*** (Sektion *Acris* SCHUR 1866; Sektion *Chrysanthe* (SPACH) L. BENSON 1936). Typus: *R. acris* L. Ausdauernde Landpflanzen; Kronblätter gelb, mit einer Stärkeschicht; Nektarschuppe klappenförmig; Nüsschen seitlich zusammengedrückt, nicht geadert, Oberflächen-Feinstruktur punktiert;  $x = 7$ . – Monophyletisch. 22. *R. acris*, 23. *R. lanuginosus*. – Die hier eng gefasste Sektion ist in

Eurasien, Afrika und Nordamerika verbreitet und unterscheidet sich von der nächstfolgenden vor allem durch die Chromosomenrundzahl.

**Sektion *Polyanthemos*** (LUFEROV) MALACHA 1996. Typus: *R. polyanthemos* L. Ausdauernde Landpflanzen; Kronblätter gelb, mit einer Stärkeschicht; Nektarschuppe klappenförmig; Nüsschen seitlich zusammengedrückt, ohne ausgeprägte Nerven, Oberflächen-Feinstruktur punktiert;  $x = 8$ . – Monophyletisch. 24. *R. polyanthemos*, 25. *R. sardous*, 26. *R. bulbosus*, 27. *R. repens*. Diese große und sehr heterogene Sektion ist in allen Kontinenten (außer der Antarktis) verbreitet; Fernausbreitung ist in dieser Gruppe besonders häufig (EMADZADE et al. 2011). Die taxonomische Untergliederung bedarf weiterer Untersuchungen.

**Sektion *Oreophili*** TSCHURADZE 2005 (inkl. sect. *Ampelophylli* (OVCZ.) TSCHURADZE 2005). Typus: *R. oreophilus* M. BIEB. (= *R. breyninus* CR.). Ausdauernde Landpflanzen; Kronblätter gelb, mit einer Stärkeschicht; Nektarschuppe klappenförmig; Nüsschen seitlich zusammengedrückt, nicht geadert, Oberflächen-Feinstruktur punktiert.  $x = 8$ . Monophyletisch. Besondere Merkmale: Wurzelknollen fehlend, nur verlängerte Wurzeln vorhanden; Sepalen aufrecht; Blütenboden und Torus rundherum behaart oder kahl; Sammelfrucht im Umriss kugelig; Fruchtschnabel schlank. Monophyletisch. 28. *R. breyninus* (= *R. oreophilus*). Asiatische bis mittel- und südeuropäische Gebirge, Entfaltungszentrum vermutlich in der Kaukasus-Region. *R. breyninus* ist mit Sippen aus der Kaukasus-Region verwandt und gehört nicht zu den europäischen Vertretern der nächstfolgenden Sektion.

**Sektion *Euromontani*** HÖRANDL 2012. Typus: *R. montanus* WILLD. (*R. montanus*-Gruppe sensu TUTIN 1964, p.p. max.). Ausdauernde Landpflanzen; Kronblätter gelb, mit einer Stärkeschicht; Nektarschuppe klappenförmig; Nüsschen seitlich zusammengedrückt, nicht geadert, Oberflächen-Feinstruktur punktiert.  $x = 8$ . Monophyletisch. Besondere Merkmale: Wurzelknollen fehlend, nur verlängerte Wurzeln vorhanden; Sepalen aufrecht bis abstehend; Blütenböden und Torus meist an der Spitze mit einem auffälligen Haarschopf, sonst kahl; Sammelfrucht im Umriss kugelig; Fruchtschnabel schlank. Diese sehr junge alpine Gruppe ist nach molekularen Daten mit ostmediterranen Arten von *R. sect. Ranunculastrum* nächst verwandt. 29. *R. montanus*, 30. *R. venetus*, 31. *R. villarsii*, 32. *R. carinthiacus*. Mittel-, ost- und südeuropäische Gebirge.

**Sektion *Ranunculastrum*** DC. 1824. Typus: *R. illyricus* L. Ausdauernde Landpflanzen; Kronblätter gelb (selten rot oder orange), meist mit einer Stärkeschicht; Nektarschuppe klappenförmig; Nüsschen seitlich stark zusammengedrückt, nicht geadert, Oberflächen-Feinstruktur punktiert.  $x = 8$ . Paraphyletisch. Besondere Merkmale: Wurzelknollen vorhanden; Sepalen zurückgeschlagen; Torus verlängert, meist kahl; Sammelfrucht im Umriss zylindrisch; Fruchtschnabel oft verbreitert, geflügelt. Diese große, artenreiche Sektion ist aufgrund der Abspaltung der *R. montanus*-Gruppe paraphyletisch. 33. *R. illyricus*. – Mittel- bis Osteuropa, Makaronesien, Mediterrangebiet, irano-turanische Region.

**Abb. 1** (Seite 12) | Phylogenie der Gattung *Ranunculus* basierend auf einer Analyse von DNA-Sequenzen aus dem Plastiden- und Kerngenom sowie morphologischen Daten (Hörandl & Emadzade 2012). Die Taxa des Gebietes sind **fett** unterstrichen gedruckt, die entsprechenden Sektionen sind rechts neben den eckigen Klammern angegeben. \* = im Gebiet ausgestorben; : = Subspecies. Gut unterstützte Kladen (mit Bootstrap-Werten über 50%) sind mit dicken Linien gekennzeichnet. Die Astlängen des Phylogramms sind proportional den Substitutionen (Messstrich links unten für 10 Änderungen). Haupttypen von Nektarschuppen: klappenförmig, seitlich frei (*R. subg. Ranunculus*); taschenförmig (z.B. *R. sect. Auricomus*); ringförmig bis U-förmig bis birnenförmig (z.B. *R. sect. Batrachium*); tüten- bis röhrenförmig (z. B. *R. sect. Leucoranunculus*); basale Rippe oder Grube (z.B. *R. sect. Epirotes*; Messstrich = 1 mm). Diese Grundtypen sind neben den gezeigten Beispielen meist artspezifisch gestaltet und zeigen manchmal auch intraspezifische Variation (s. auch bei Sektion *Batrachium*). Die Karyotypen der Sektionen sind nach Baltisberger & Hörandl (2016) angegeben, die Chromosomen sind nach dem Längenverhältnis der beiden Arme wie folgt bezeichnet: m = metazentrisch, sm = submetazentrisch, st = subtelozentrisch, t = telozentrisch, a = akrozentrisch.

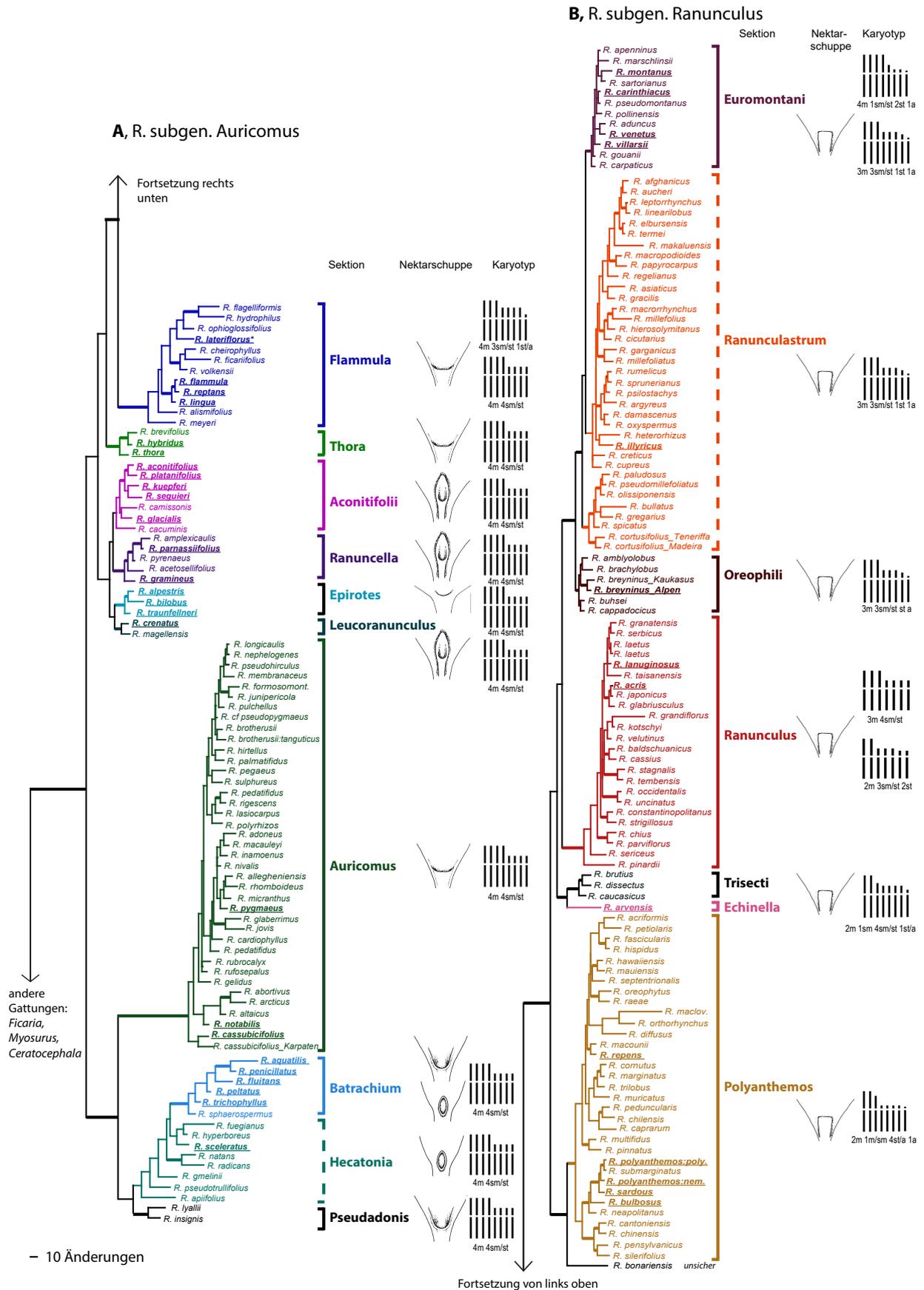


Abb. 1 | Phylogenie der Gattung *Ranunculus* (s. Legende, → Seite 11)

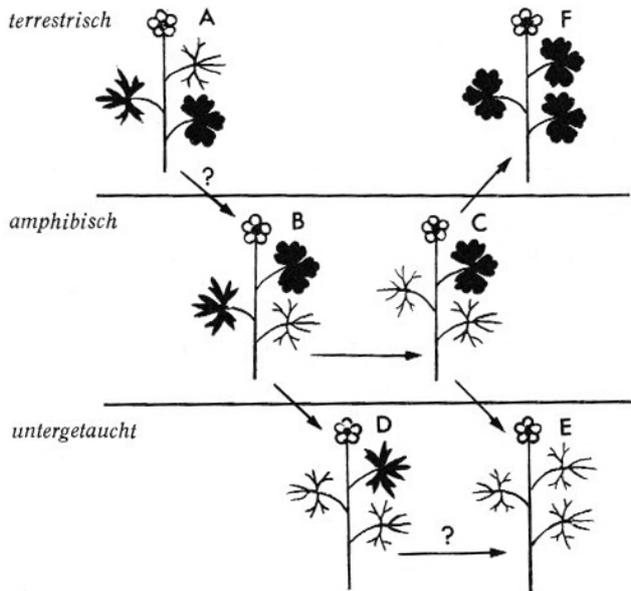
**Morphologie der Blätter.** Grundsätzliche Ausführungen bei KADEREIT & MELZHEIMER (2021). Eine Besonderheit der Gattung ist die Vielgestaltigkeit der Blattformen (die Besonderheit der Heterophyllie in der Sektion *Batrachium* s. unten). Der Blattschnitt der Grundblätter ist bei *Ranunculus* zwar meist artspezifisch, aber phylogenetisch nicht informativ, weil die Blattform innerhalb von Kladen stark variieren kann. Nach vergleichend-anatomischen Untersuchungen von KÜRBS (1973) liegt bei Ranunculaceen stets primär eine dreiteilige Blattanlage vor. Höhere Teilungsgrade der Grundblätter entstehen entweder durch weitere Einschnitte der beiden Seitenteile, wodurch die Spreite bei *Ranunculus* häufig fünfteilig wird, oder aber durch weitere Teilungen sowohl des Mittel- als auch der Seitenteile, wodurch mehrfach fingerförmig geteilte Spreiten entstehen; die Gestalt der Spreite hängt davon ab, ob dabei entweder der Mittelabschnitt oder die Seitenabschnitte stärker im Wachstum gefördert werden. Ungeteilte Spreiten entstehen dadurch, dass die dreiteilige Blattanlage ein starkes Flächenwachstum entwickelt, noch bevor sich das Randmeristem schwach oder gar nicht mehr fraktioniert (siehe auch bei *Ficaria*).

Von besonderem Interesse ist auch die Verschiedenblättrigkeit, die auf der Abhängigkeit der Blattform vom Lebensalter beruht und die nach TROLL (1939) zu der Unterscheidung von Primär- und Folgeblättern geführt hat. Primärblätter werden danach als Hemmungsformen der Folgeblätter interpretiert, wobei die Hemmung der Blattbildung eine Folge des noch nicht erstarkten Achsenkörpers ist. Im einfachsten Fall unterscheiden sich die Primärblätter von den Folgeblättern nur durch die Größe, in den meisten Fällen ist damit jedoch eine vereinfachte Ausgestaltung der Blattform verbunden. Das entsprechende Lehrbuchbeispiel ist *Fragaria vesca*, bei der das dem dreizähligen Fiederblatt vorangehende Primärblatt ein ungegliedertes Blatt darstellt. Die weitere, phasenweise Gesamtentwicklung der Pflanze (Entwicklung von Seitentrieben, Bildung von Stängeln und Blüten) wird häufig von einer Gestaltsveränderung der Blätter begleitet. Nach TROLL (1939) sind davon keineswegs nur die Hochblätter betroffen, vielmehr ist häufig genug der Beginn der Blühreife bereits an einer deutlichen Umbildung der Laubblätter zu erkennen. *R. arvensis*, *R. bulbosus*, *R. acris*, *R. repens* und Vertreter der *R. polyanthemos*-Gruppe sind entsprechende Beispiele für Blattfolgen mit Veränderung der Spreitenform, allerdings ist hier keine drastische Veränderung der Blattform zu beobachten, sondern nur eine deutliche Zunahme der Spreitenzerteilung, die sich dann über die Stängelblätter noch fortsetzt (vgl. → **Abb. 2 A**). Es ist zu berücksichtigen, dass Grund- und Stängelblätter von identischen Anlagen ihren Ausgang nehmen (TROLL 1939), allerdings ist die Spreitenentwicklung bei den Stängelblättern gehemmt. Da in der Regel bei den Hochblättern die Differenzierung des Blattstiels unterbleibt, bestehen sie aus 5–7 Spreitenzipfeln, die unmittelbar aus dem Blattgrund hervorgehen, so z. B. beim untersten Stängelblatt im *R. auricomus* agg. Der häufig, z. B. bei *R. arvensis*, *R. acris*, *R. repens* und im *R. auricomus* Komplex auftretende, wie ein Blattstiel aussehende Teil mancher Hochblätter, ist jedoch nichts anderes als die stielartig verlängerte Basis des Mittelsegments (TROLL 1939). Bei Arten mit ungeteilten Grundblättern (s. oben) zeigen meist auch die Hochblätter eine flächigere Ausbildung der Segmente, wie es z. B. beim untersten, fächerartigen Hochblatt der osteuropäischen Art *R. flabellifolius* zu beobachten ist.

**Heterophyllie.** Mit der vorwiegend in der Sektion *Batrachium* auftretenden Heterophyllie hat sich COOK (1966, weitere Literatur s. unten) intensiv auseinandergesetzt. Wegen der prinzipiellen Bedeutung dieses Sachverhaltes für die Gattung wird bereits hier darauf eingegangen.

Die Evolution der verschiedenen Arten der Blattanordnung zeigt die → **Abb. 2. A** ist eine terrestrische, heteroblastische Art mit ungeteilten Grundblättern und darauf folgenden intermediären und geteilten Stängelblättern. Diese Art von Heterophyllie findet sich bei zahlreichen Arten z. B. der Sektionen *Hecatonia*, *Auricomus*, *Ranunculus*, *Polyanthemos* und *Euromontani*, jedoch bei keiner Sippe aus der Sektion *Batrachium* und kann zu dem Typ von Heterophyllie geführt haben, den B zeigt. B repräsentiert eine amphibische, heteroblastische Art mit geteilten Blättern an der Basis und intermediären und

geteilten Blättern am blühenden Stängel. Bei keiner existierenden Sippe aus der Sektion *Batrachium* ist heute dieser Typ anzutreffen. C zeigt eine heteroblastische Art, bei der die Entwicklung von intermediären Blättern unterdrückt ist. Alle heterophyllen *Batrachium*-Sippen besitzen diesen Typ der Blattanordnung und Blattform. D zeigt eine Wasserpflanze, die sich aus B entwickelt hat. Es ist anzunehmen, dass auf diese Weise *R. fluitans* entstanden ist, da diese Art gelegentlich an blühenden Stängeln intermediäre Blätter ausbildet. E repräsentiert eine Wasserpflanze, die durch phylogenetischen

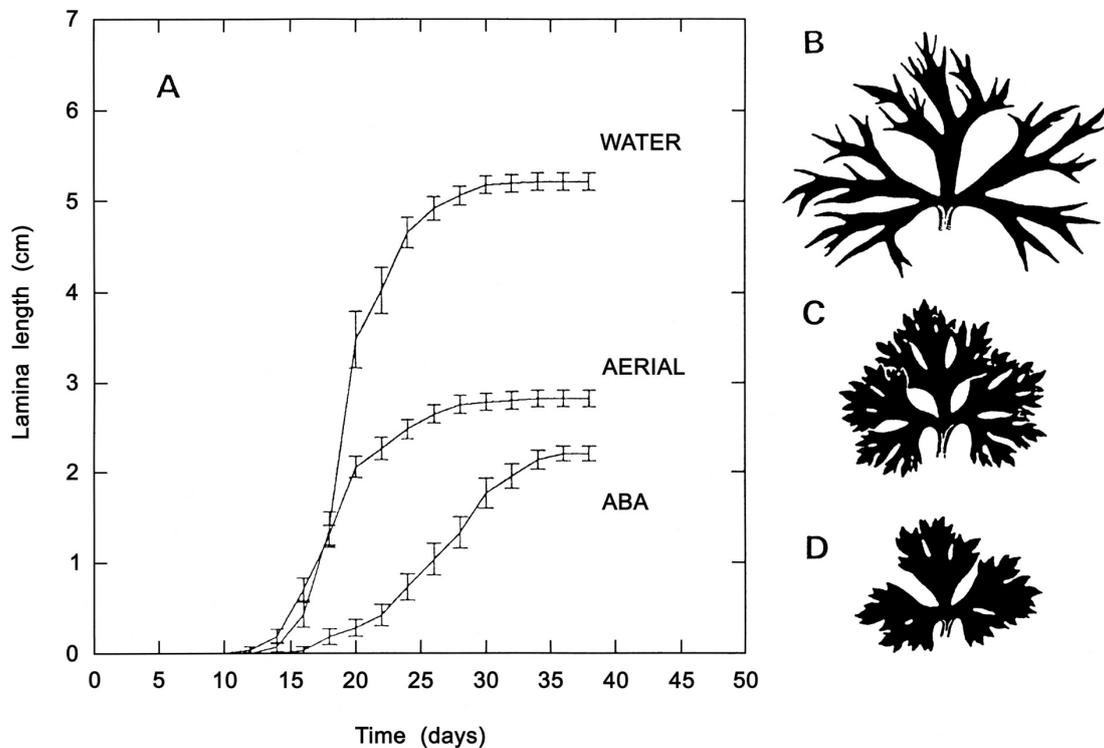


Verlust der ungeteilten Blätter sich von C, oder durch phylogenetischen Verlust der intermediären Blätter sich von D entwickelt hat. Wahrscheinlich ist *R. trichophyllus* s. l. auf dem ersten Weg entstanden, während z. B. *R. circinatus* die Entwicklung auf dem zweiten Weg genommen hat. Eine Pflanze, die sekundär wieder an das Landleben angepasst ist und die durch phylogenetischen Verlust der geteilten Blätter entstanden ist (Beispiel *R. hederaceus*), zeigt F (COOK 1966).

**Abb. 2** | Evolution der verschiedenen Arten der Blattanordnung bei *Ranunculus* Sektion *Batrachium*. Näheres siehe Text.  
Nach COOK (1966)

Die Determination der Blattform bei den heterophyllen *Batrachium*-Sippen wurde von COOK (1969) genauer am Beispiel von *R. aquatilis* untersucht. Die Blattprimordien von *R. aquatilis* können drei verschiedene Blattformen entwickeln: 1. untergetauchte geteilte Blätter mit langen, zylindrischen, haarfeinen Segmenten; 2. geteilte Blätter mit kurzen, abgeflachten, haarfeinen Segmenten an der Luft und 3. ungeteilte Blätter mit einer normalen Spreite. Es stellte sich heraus, dass die Form des untergetauchten Blattes sich während kurzer Photoperioden (14 Stunden oder weniger) an der Luft oder unter Wasser entwickelt, während bei langen Photoperioden (14 Stunden oder mehr) dieser Blatt-Typ nur an untergetauchten Stängeln ausgebildet wird. Der geteilte Blatt-Typ oberhalb der Wasseroberfläche wurde nur bei langen Photoperioden gebildet, während sich das ungeteilte Schwimmblatt bei langen Photoperioden nur unter Wasser entwickelt. Die Photoperiode bestimmt demnach die vermutlich epigenetische Kontrolle des Sprossscheitels, verschiedene Blatt-Typen zu entwickeln, aber das Vorhandensein oder Fehlen von Wasser reguliert die phänotypische Ausbildung dieser epigenetischen Fähigkeit (COOK 1969). Molekulare Untersuchungen von KIM et al. (2018) an *R. trichophyllus* zeigten, dass die Heterophyllie dieser Art durch Abscisinsäure und Äthylen kontrolliert wird, und durch spezifische Gen-Expression aquatische und terrestrische Blattformen gebildet werden. Die unterschiedliche Expression dieser Gene und somit unterschiedliche Blattformen können auch durch äußere Einflüsse wie Kälte oder Sauerstoffmangel induziert werden. YOUNG et al. (1995) haben sich ebenfalls experimentell mit dem Problem der Heterophyllie bei *Ranunculus flabellaris* RAF., einem nordamerikanischen Wasserhahnenfuß, auseinandergesetzt. Ausgehend von Untersuchungsergebnissen verschiedener Autoren an ebenfalls heterophyllen Pflanzen, wie z. B. *Callitriche heterophylla*, *Limnophila indica*, *Potamogeton nodosus*, *Hippuris vulgaris*, konnte ein Zusammenhang zwischen höheren Lichtintensitäten, der quantitativen Zunahme endogener Abscisinsäure und einem Gestaltwechsel von submersen Wasserblättern zu Luftblättern festgestellt werden. Daraus formulierten YOUNG et al. (1995) die Hypothese, dass durch Umwelteinflüsse, im Sinne der Wachstumsfaktoren Licht und Temperatur, beeinflusste Heterophyllie,

durch endogene Wachstumsregulatoren vermittelt wird (weiterführende Literatur: YOUNG et al. 1995). Die Ergebnisse bestätigten ihre Hypothese, da Größe und Form der fertigen Blätter, die sich im Wasser, unter Zusatz von Abscisinsäure, entwickelt haben, den Luftblättern normal gewachsener Pflanzen sehr ähnlich sind (→ **Abb. 3**).

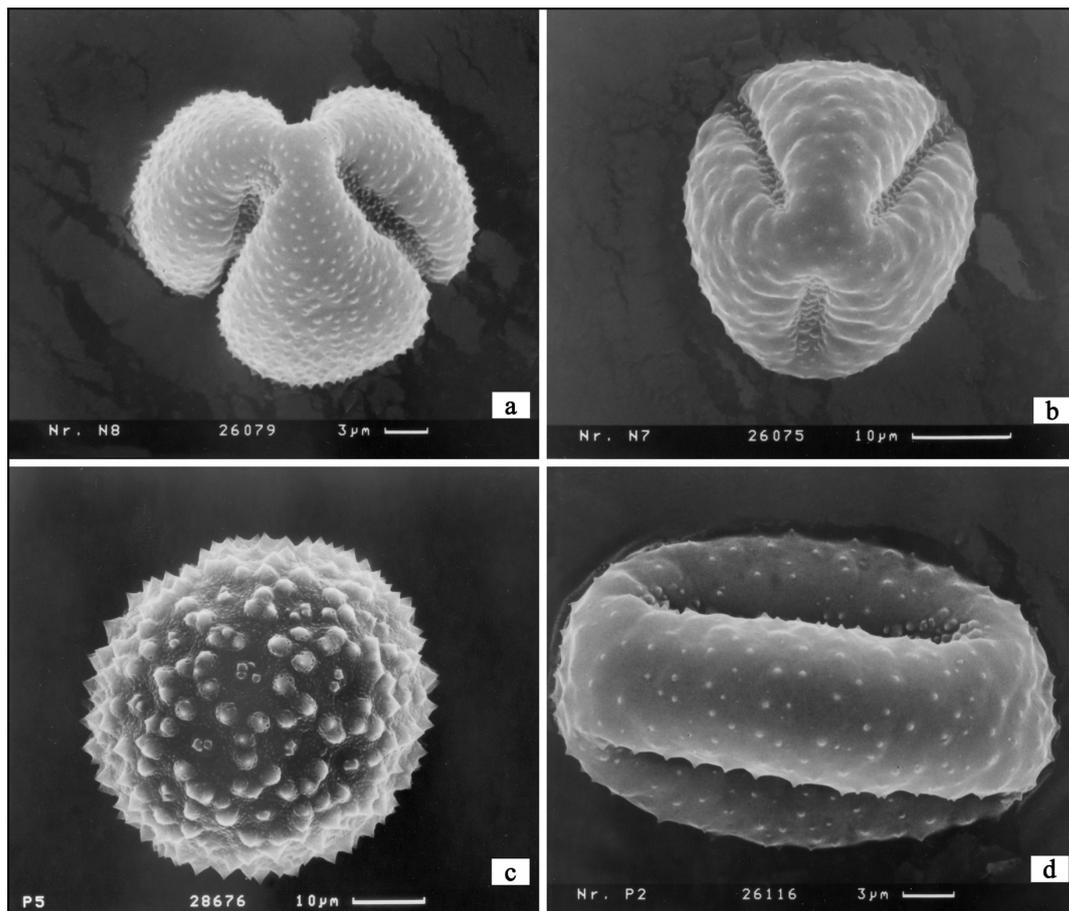


**Abb. 3** | Experimentelle „Luftblätter“ an Stelle von „Wasserblättern“ bei *Ranunculus flabellaris* RAF.: B Ein ausgewachsenes „Wasserblatt“; C Ein ausgewachsenes „Luftblatt“; D Ein unter Zusatz von Abscisinsäure (25µM) im Wasser ausgewachsenes Blatt, dass nach dem Zerteilungsgrad einem „Luftblatt“ entspricht. Nach YOUNG et al. (1995)

**Pollenmorphologie und subfossile Pollenfunde** (→ **Abb. 4**). Die umfassendste neuere palynologische Untersuchung der Gattung liegt von SANTISUK (1979) vor; detaillierte Beschreibungen und Abbildungen von Arten des Gebietes sind auch in <http://www.paldata.org/>. (AUER, HALBRITTER, 2000–) zu finden. Innerhalb der Ranunculaceae ist der Pollen relativ einheitlich, mehr oder weniger sphärisch, mit zweigestaltigen Columellae und einem skulpturiertem Tectum ausgebildet. *Ranunculus* weist eine große Variabilität in der Größe des Pollens, der Skulpturierung der Exine, sowie der Anzahl und Form der Aperturen auf. Es lassen sich in der Kombination dieser Merkmale daher mehrere Pollentypen für die Gattung unterscheiden (sieben bei SANTISUK, 1979; CLARKE et al. 1991 unterscheiden sogar 11 Pollentypen allein innerhalb der nordwesteuropäischen *Ranunculus*-Arten). Die Exine ist mit dicht stehenden größeren Echinae (z. B. *R. flammula*), mit Microechinae (*R. acris*, *R. glacialis*, *R. aconitifolius*, *R. auricomus*) oder mit locker stehenden größeren Erhebungen und dicht stehenden, feinen warzenähnlichen Fortsätzen, Verrucae, (z. B. *R. peltatus*, *R. trichophyllus*, *R. polyanthemus*, *R. bulbosus*) besetzt. Bei *R. arvensis* sind die breiten Basen der dicht stehenden Echinae oft zu mehreren verschmolzen, so dass darauf mehrere Spitzen sitzen (SANTISUK 1979, Fig. 28). Außerdem ist die Exine mit rundlichen bis länglichen Perforationen versehen. Bei den Aperturen-Typen ist ein evolutionärer Trend von

tricolpatem über pantocolpaten zu pantoporatem Pollen zu sehen. In manchen Arten wurden graduelle Übergänge dieser Pollentypen festgestellt. Der tricolpate Pollentyp ist als der ursprüngliche anzusehen und ist in den Sektionen *Epirotetes*, *Leucoranunculus*, *Ranuncella*, *Aconitifolii*, *Hecatonia*, *Auricomus*, *Batrachium* und *Flammula* vorherrschend. Bei Arten der Sektion *Batrachium* kommt nicht selten 6-colpater Pollen (ERDTMAN 1943, Fig. 312) vor. Pantocolpater Pollen tritt vor allem in den Sektionen *Acris*, *Polyanthemos* und *Ranunculastrum*, aber auch in der Sektion *Auricomus* auf (SANTISUK 1979). Pantoporater Pollen ist ebenfalls verbreitet und wurde unter anderem bei *Ranunculus arvensis* (Sect. *Echinella*), in Sektion *Ranunculastrum* (*R. asiaticus*), bei einigen Arten der neuseeländischen Sektion *Pseudadonis*, bei zahlreichen südamerikanischen Arten und den nächst verwandten Gattungen *Laccopetalum* und *Krapfia* festgestellt. Es scheinen daher neben allgemeinen phylogenetischen Trends auch geographische Muster eine Rolle in der Evolution der Pollenmerkmale zu spielen.

*Ranunculus*-Pollenkörner werden im ganzen Quartär oft gefunden, wenn auch meist nicht in großer Menge. Eine Bindung an bestimmte Pollenzonen scheint nicht zu existieren; die gehäuften Funde aus dem Spätglazial dürften einerseits mit dem Substrat (Seeablagerungen, daher auch oft „*Batrachium*-Typ“ zusammen mit Früchtchen von Wasserhahnenfüßen), andererseits mit dem geringen Nichtbaumpollenanteil dieser Zeit zusammenhängen.



**Abb. 4** | REM-Aufnahmen von Pollenkörnern einiger Arten von *Ficaria* und *Ranunculus*: a *Ficaria verna*; b *R. repens*; c *R. arvensis*; d *R. aquatilis*. Foto: D. HELLWIG

**Embryologie.** Die Embryologie von *Ranunculus tripartitus* wurde von PATEL & COOK (1972) untersucht. Das Mikro-Sporangium hat ein Sekretionstapetum. Der Nuzellus ist relativ massiv. Das weibliche Archospor ist durchweg einzellig. Die Embryosackentwicklung folgt dem Polygonum-Typ. Der Mikrogametophyt ist lange vor dem Megagametophyten fertig entwickelt, dennoch sind die Blüten bestäubungsbiologisch gesehen proterogyn. Bis zu einem 16- oder 32-zelligen Stadium des Embryos ist das Endosperm nukleär, danach wird es zellulär. Die Embryoentwicklung folgt der von JOHANSEN (1950) beschriebenen *Myosurus*-Variante des Onagraceen-Typs (PATEL & COOK 1972). Weitere embryologische Untersuchungen wurden vor allem an Arten des *R. auricomus*-Komplexes, an *R. parnassifolius* und an *R. sceleratus* durchgeführt (s. dort).

**Karyologie** (s. auch Ranunculaceae allgemein KADEREIT & MELZHEIMER 2021). Die Gattung ist karyologisch durch das Vorkommen von zwei Chromosomengrundzahlen  $x = 7$  und  $x = 8$  gekennzeichnet, wobei die Grundzahl  $x = 8$  vorherrscht und als ursprünglich anzusehen ist. Die umfassende Untersuchung der Evolution von Karyotypen von BALTISBERGER & HÖRANDL (2016), die auch frühere Daten von anderen Autoren einschließt, ergab für die Gattung *Ranunculus* acht verschiedene Karyogramme (vgl. → **Abb. 1**), die auch von jenen von *Ficaria* und *Ceratocephala* abweichen. Innerhalb von *Ranunculus* herrscht in der Untergattung *Auricomus* der als ursprünglich anzusehende Karyotyp von vier metazentrischen und vier submetazentrisch bis subtelozentrischen Chromosomen vor („Bauer“-Typ; BAUER 1954, BALTISBERGER & MÜLLER 1981, MÜLLER & BALTISBERGER 1984, DIOSDADO & PASTOR 1993). (vgl. → **Abb. 1**). Dieser Karyotyp ist in den Sektionen *Epirotos*, *Aconitifolii*, *Ranuncella*, *Thora*, *Auricomus*, *Batrachium* und *Hecatonia* vorherrschend. Im subgenus *Ranunculus* hingegen liegt einerseits eine Reduktion auf  $x = 7$  in Sektion *Ranunculus* vor, mit nur zwei metazentrischen, drei submetazentrischen und zwei subtelozentrischen Chromosomen. Der Karyotyp von Sektion *Ranunculus* weicht jedoch stark von *Ceratocephala* (ebenfalls  $x = 7$ ) ab, die Verringerung der Chromosomenzahl stellt eine parallele Entwicklung dar. Die miteinander nah verwandten Sektionen *Ranunculastrum*, *Oreophili* und *Euromontani* haben wiederum die Basiszahl  $x = 8$  (vgl. → **Abb. 1**), und ähneln sich in der Reduktion auf drei metazentrische Chromosomen und der Vermehrung von subtelozentrischen/akrozentrischen Chromosomen. *Ranunculus arvensis* zeigt eine große Variabilität an Karyotypen. Insgesamt zeigen die karyologischen Befunde große Übereinstimmungen mit molekularen Daten und den beschriebenen Sektionen (→ **Abb. 1**). Die unterschiedlichen Karyotypen stellen wahrscheinlich starke Kreuzungsbarrieren zwischen sympatrischen Arten mit der gleichen Ploidiestufe dar (BALTISBERGER & HÖRANDL 2016).

Streuzahlen sind von *R. acris* ( $2n = 13, 14, 15, 16, 17$ ) und von *R. repens* ( $2n = 16, 18, 20, 24, 28$ ) bekannt. Polyploidie auf der tetraploiden Stufe ist verbreitet und mehrfach entstanden, wobei sowohl Allopolyploidie (z. B. PAUN et al. 2006, siehe *R. auricomus* agg.; XU et al. 2013) als auch Autopolyploidie (z.B. bei *R. kuepferi* und *R. cassubicifolius*, s. dort) nachgewiesen sind. Tri-, Tetra-, Penta- und Hexaploide gibt es im *R. auricomus* agg. Gelegentlich treten auch höher polyploide Reihen auf, z. B. ist *R. lingua* 16-ploid (POGAN 1966, D’OVIDIO & MARCHI 1990). B-Chromosomen bzw. akzessorische Chromosomen wurden u.a. bei *R. acris* nachgewiesen. Störungen in der Pollenmeiose sind etwas häufiger anzutreffen als gemeinhin angenommen wird. Sie wurden bei Hybriden des *R. auricomus*-Komplexes genauer untersucht (BARKE et al. 2020). Ein zahlenmäßig höherer Anteil an abortiertem Pollen (Mikropollen oder leere Pollenkörner) ist bei apomiktischen Sippen des *R. auricomus* agg. (HÖRANDL et al. 1997) sowie bei *R. kuepferi* subsp. *orientalis* (SCHINKEL et al. 2017) zu beobachten.

**Blüten- und Ausbreitungsökologie.** Die Blüten der *Ranunculus*-Arten sind homogam, seltener schwach proterogyn oder proterandrisch. Zuweilen treten auch gynomonoezische Pflanzen auf. Bei *R. acris*, *R. auricomus* und *R. bulbosus* kommen gelegentlich gynodioezische Blüten vor. Der Nektar

wird am Grunde der nektarbildenden Kronblätter in einer meist mehr oder weniger bedeckten, seltener offenen Nektargrube abgesondert. Die Anlockung der Insekten geschieht durch die vorherrschend gelben (bienenpurpurnen), weißen oder seltener roten Kronblätter. Bei *R. acris* und vielen anderen Arten ist das Kronblatt goldgelb, im äußeren Teil lackglänzend, im inneren nicht UV-reflektierenden Abschnitt matt. Der Glanz wird dabei durch Öltropfen in der oberen Epidermis bedingt, unter der eine leuchtend weiße, mit Stärke gefüllte Schicht (nicht bei allen Arten vorhanden, s. Sektionsgliederung S. 5 ff.), das Tapetum, liegt, die als Reflektor funktioniert. Bei *R. lingua*, *R. acris*, und *R. flammula* wurde der Glanz spektralphotometrisch untersucht (GALSTERER et al. 1999). Die mittlere Intensität des Glanzes korreliert nicht eindeutig mit der anatomischen Struktur der Kronblätter, die Reflexion erstreckt sich über die ganze Fläche und ein breites Spektrum von Wellenlängen. Die maximale Reflexion erfolgt im mittleren und vorderen Bereich des Kronblattes und liegt bei c. 340 nm, was der größten UV-Empfänglichkeit der Photorezeptoren bei häufigen Bestäubern (Apiden) entspricht. Der Glanz wirkt somit vermutlich als ein UV-verstärkendes Leuchtsignal, um potenzielle Bestäuber anzulocken. Bei *Ranunculus*-Arten mit weißen, wenig UV-reflektierenden Kronblättern wie z. B. *R. fluitans*, sind die Nektarien unbedeckt. Karotinoide als Blütenfarbstoffe kommen in gelbblühenden Arten wie z. B. bei *R. acris* vor.

In blütenbiologischer Hinsicht sind Hahnenfüße als Generalisten zu bezeichnen. Spezialisierte blütenbesuchende Insekten sind nicht bekannt. Zu erwähnen sind: Käfer, Fliegen und Bienen. Bei den Arten der Sektion *Batrachium* wurden kleinere Insekten (Chalciden, Psychoiden, Chironomiden und *Corixa*-Arten) beobachtet. Eine vergleichende Untersuchung von STEINBACH & GOTTSBERGER (1994) an *R. acris*, *R. auricomus* agg., *R. bulbosus*, *R. flammula* und *R. repens* hat gezeigt, dass an natürlichen Standorten Dipteren (Syrphidae) die häufigsten Blütenbesucher sind, gefolgt von Hymenopteren und schließlich Coleopteren. *Ranunculus acris* hat das artenreichste Bestäuberspektrum. Die sexuellen Arten (*R. acris*, *R. bulbosus*, *R. flammula*) haben häufigere Blütenbesuche als der sich teilweise vegetativ vermehrende *R. repens* und die apomiktischen Sippen aus dem *R. auricomus* agg. Die Anheftung des Pollens an blütenbesuchende Insekten erfolgt über Pollenkitt (HESSE 1980).

Fremdbestäubung scheint die Regel zu sein, obwohl viele Arten auch selbstfertil sind. Selbststerilität ist bei Arten der *R. montanus*- und *R. polyanthemos*-Gruppe sowie bei *R. acris*, *R. repens* und *R. bulbosus* festgestellt worden und beruht auf gametophytischer Selbstinkompatibilität, die von mehreren Genen gesteuert wird (LUNDQVIST et al. 1973, LUNDQVIST 1994, 1998, ØSTERBYE 1975). Auch die sexuellen Arten des *R. auricomus*-Komplexes (*R. notabilis*, *R. cassubicifolius*) sowie diploider *R. kuepferi* sind selbststeril, wohingegen die polyploiden apomiktischen Sippen selbstfertil sind (siehe bei den Arten). Selbstbestäubung vermittelt durch Regenwasser ist für *R. flammula* und *R. repens* nachgewiesen worden. Ausschließlich kleistogame Blüten kommen bei *R. trichophyllus* subsp. *eradicatus* vor. Unvollständig kleistogame Blüten finden sich häufiger bei den übrigen Arten aus der Sektion *Batrachium*.

**Ausbreitungsbiologie.** Klettfrüchte für epizoochore Ausbreitung sind bei *R. arvensis* (Früchtchen mit Stacheln besetzt) ausgebildet. Epizoochorie kommt jedoch auch bei vielen Arten mit kleineren, hakenförmigen Fruchtschnäbeln vor (z. B. *R. nemorosus*). Die Früchtchen der Sumpf- und Wasserranunkeln (*R. sect. Batrachium*, *R. sceleratus*, *R. flammula*) sind schwimmfähig, bleiben leicht an Tieren, meist Füßen bzw. Gefieder von Vögeln, hängen und können so über größere Entfernungen transportiert werden. Außerdem werden die Früchtchen der Wasserhahnenfüße gefressen und dürften zum größten Teil ohne Keimverlust den Magen- und Darmtrakt der Vögel passieren. Windausbreitung liegt bei flachen, berandeten Nüsschen vor (z. B. *R. glacialis*), könnte jedoch auch bei den alpinen Arten mit „aufgeblasenen“, mit kleinen Hohlräumen versehenen Nüsschen eine Rolle spielen. Manche Arten

werden auch durch den Menschen ausgebreitet, z. B. durch Heutransporte (*R. acris*, *R. auricomus*-Komplex) oder als Bestandteil von Saatgut (*R. acris*, *R. arvensis*; MÜLLER-SCHNEIDER 1986).

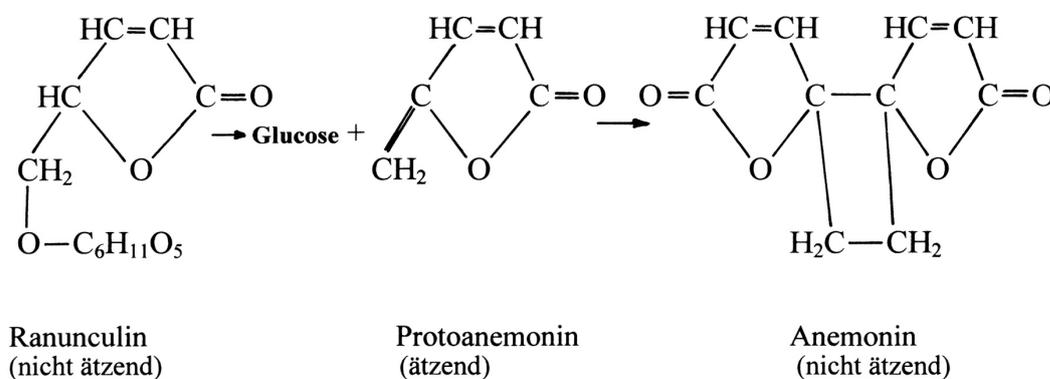
**Fortpflanzungsverhalten.** Das reproduktive Verhalten ist bei den Vertretern von *Ranunculus* sehr differenziert. Nach SARUKHÁN (1974) ist bei *R. bulbosus*, *R. acris* und *R. repens* die Blühfähigkeit und der Samenansatz für die nächste Vegetationsperiode kaum vorhersagbar. Die vegetative Vermehrung bei *R. repens* kann dagegen recht gut eingeschätzt werden. *R. bulbosus* und *R. acris* sind daher beide in großem Maße in ihrem Ausbreitungsvermögen von einer erfolgreichen Samenproduktion abhängig, und diese ist 6–10mal größer als bei *R. repens* (Angaben je Pflanze und Fläche). Die maximale Zahl an Tochterpflanzen, die eine Mutterpflanze von *R. repens* in einer Vegetationsperiode anlegen kann, war 16, aber die Hälfte der Mutterpflanzen hatte nur 1 Tochterpflanze. In dichteren Beständen zeigte sich ein klarer Zusammenhang zwischen kürzerer Lebensdauer (weniger als ein Jahr) der Mutterpflanzen und einer geringeren Zahl an Tochterpflanzen, dagegen zeigte die Anzahl der Tochterpflanzen je Mutterpflanze keinen deutlichen Zusammenhang mit der Dichte. Bei keiner der drei Arten zeigte sich, dass die Bildung von Blüten das Mortalitätsrisiko erhöht, eher umgekehrt, blühende Pflanzen von *R. bulbosus* und *R. acris* sind kräftiger und besitzen eine größere Überlebenswahrscheinlichkeit als solche die nicht blühen. In diesem Zusammenhang ist auch die qualitative und quantitative Pollenproduktion von Interesse. Bei *Ranunculus acris* beeinflusst die Pollenmenge zwar nicht die Menge, jedoch die Qualität der Samen, und damit auch die Keimungsraten (HEGLAND & TOTLAND 2007).

Die erfolgreiche Reproduktion durch Samen unterliegt auch verschiedenen Verlusten: Blütenfraß durch Insekten u. a., Sterilität, Samenfraß in den Blüten und/oder nach dem Abfall der Samen durch kleine Nager u. a. Der verbleibende Rest lässt sich, wie viele Beispiele zeigen, in 4 Kategorien einteilen (SARUKHÁN 1974): a) keimende Samen, b) Samen mit erzwungener Keimruhe, c) Samen mit induzierter Keimruhe und d) nicht keimfähige Samen. Ein Großteil der Samen von *R. bulbosus* und *R. acris* keimten bereits während der Untersuchungen im Frühsommer, und die nicht gekeimten Samen verloren rasch ihre Keimfähigkeit (Halbwertszeit der Samen-Keimfähigkeit: *R. bulbosus* 8 Monate, *R. acris* 5 Monate). Im Gegensatz dazu keimten von *R. repens* nur einige und die Halbwertszeit ist so lang, dass sie nicht genau bestimmt werden konnte. *R. repens*, mit zuverlässiger vegetativer Vermehrung, schwacher Blütenbildung und schwachem Samenansatz, aber einer langen Lagerfähigkeit der Samen im Boden, steht in starkem Kontrast zu den beiden anderen Arten mit geringer oder fehlender vegetativer Vermehrung aber einer hohen Samenproduktion, hoher Keimrate und einer sehr kurzen Lagerfähigkeit der Samen im Boden. BASKIN & BASKIN (1998) konnten in einem Langzeitversuch über die Dauer von 36 Jahren auch für *R. bulbosus* eine Keimfähigkeit von 16 Jahren feststellen. *R. repens* verfügt damit im Gegensatz zu den beiden anderen Arten über eine persistente Samenbank, d. h. die Art kann sich unter bestimmten Umständen immer wieder aus den im Boden lagernden Samen regenerieren. Nach Angaben von JENSEN (1998) verfügt *R. repens* über eine ausgeprägte Samenbank, *R. flammula* und *R. sceleratus* über eine mäßige Samenbank und *R. acris* sowie *R. auricomus* sind in der Samenbank nicht vertreten.

**Artbildungsprozesse.** Wie lassen sich die Evolution und die hohe Artenzahl von *Ranunculus* erklären? Die Gattung ist vermutlich im mittleren Tertiär entstanden und hat mehrere Differenzierungsperioden erfahren, die im Wesentlichen mit kühleren Klimaperioden zusammenfallen (EMADZADE & HÖRANDL 2011). Biogeographische Analysen haben sowohl innerhalb der Tribus als auch innerhalb der Gattung mehrfach transkontinentale und intrakontinentale Fernausbreitung festgestellt (EMADZADE & HÖRANDL 2011, EMADZADE et al. 2011). Dadurch kann nicht nur die weite Verbreitung der Gattung erklärt werden, sondern auch häufige peripatrische Artbildung angenommen werden. Es kann aber auch allopatrische Artbildung erfolgen, z.B. bei den sexuellen Arten des *R. auricomus* Komplexes in Europa (TOMASELLO et al. 2020). Die Entstehung der großen, etwa den Sektionen entsprechenden Kladen (s. → **Abb. 1**) ist

vorwiegend auf großräumige Radiationen zurückzuführen. Junge Radiationen in Gebirgen sind vor allem in Nordamerika und Zentralasien (EMADZADE et al. 2015), sowie in Europa in der *R. montanus*-Gruppe festzustellen (s. dort). Die große Variationsbreite und Veränderlichkeit im vegetativen Bereich und in den Lebensformen ermöglicht eine Anpassung an verschiedenste Habitate und Klimaregionen. Das Standortsspektrum der Gattung reicht von aquatischen bis zu mannigfaltigen terrestrischen Lebensräumen: Hahnenfüße besiedeln arktisch-hochalpine Sonderstandorte, Halbwüsten, Pionierstandorte ebenso wie mesische Waldstandorte und sind auch an anthropogenen Standorten (Wiesen, Ruderalstandorte) erfolgreich. In blütenbiologischer Hinsicht sind Hahnenfüße Generalisten und können sich vermutlich an verschiedene Bestäuberspektren anpassen. Da die blütenbiologische Differenzierung der Arten gering ist, dürfte bei sympatrischen Vorkommen die Spezialisierung auf verschiedene Habitate ein wichtiger Isolationsmechanismus sein. Allopatrische Sippendifferenzierung ist vor allem bei Hochgebirgspflanzen anzunehmen; die Ausbildung alpischer Formenkreise erfolgte mehrfach in verschiedenen geologischen Zeiträumen des Neogens. Zwischen näher verwandten Arten ist häufig Hybridisierung festzustellen, wobei oftmals Polyploidie als Kreuzungsbarriere und Speziationsmechanismus auftritt (v.a. in den Sektionen *Batrachium* und *Auricomus*, HÖRANDL et al. 2005, aber auch in der neuseeländischen Sektion *Pseudadonis* molekular untersucht; LOCKHART et al. 2001). Innerhalb der Sektionen *Aconitifolii*, *Flammula*, *Polyanthemos* und *Euromontani* wurde jedoch auch Hybridisierung auf der gleichen Ploidiestufe festgestellt. Hybridbildung über die hier gefassten Sektionsgrenzen hinaus ist jedoch nicht festzustellen, da unterschiedliche Karyotypen Kreuzungsbarrieren darstellen (BALTISBERGER & HÖRANDL, 2016). Apomixis tritt in Zusammenhang mit Polyploidie mehrfach in der Gattung auf (*R. auricomus* agg., *R. parnassifolius*, *R. kuepferi*).

**Inhaltsstoffe.** Ranunculin und das Abbauprodukt Protoanemonin sind in der Gattung schon seit 1892 bekannt. Das wasserdampfvlüchtige Protoanemonin ist als doppelungesättigtes Lacton eine sehr reaktive Verbindung. Damals war man dem blasenziehenden Prinzip sowie dem beissenden Geschmack einiger Ranunculaceen nachgegangen. Die genauen Zusammenhänge wurden von HILL & HEYNINGEN (1951) aufgeklärt. In den entsprechenden Pflanzen kommen das leicht protoanemoninabspaltende Glucosid Ranunculin oder dessen Vorstufen vor. Enzyme spalten aus Ranunculin schnell Protoanemonin ab, das spontan zu Anemonin dimerisiert (→ **Abb. 5**). Die Menge und die Lokalisation der Protoanemoninvorstufen variieren in der Gattung stark (vgl. z.B. NEAG et al. 2018). Der Entwicklungszustand und die Herkunft der Pflanze können die Menge des abspaltbaren Protoanemonins stark beeinflussen. Erwähnenswert sind die Untersuchungen an *R. lingua*, bei dem ein hoher Gehalt an Ranunculin gefunden werden konnte, dessen Blätter aber bis zum Juli nicht scharf schmecken. Dies weist darauf hin, dass das entsprechende abspaltende Enzym fehlt. Die jungen Früchte sind dagegen sehr scharf, was auf das Vorkommen der entsprechenden Enzyme hinweist.



**Abb. 5** | Beziehungen zwischen Ranunculin, Protoanemonin und Anemonin

An phenolischen Verbindungen sind vor allem Kaffeesäure, p-Cumarsäure, Phenolsäure, Ferulasäure sowie C-Glycoflavone (Vitexin, Isovitexin) und Glykoside von Kämpferol und Quercitin nachgewiesen worden. In den Blüten von *Ranunculus*-Arten, deren Petalen sich beim Trocknen grün verfärben (z. B. *R. arvensis*) wurden Gossypetinglykoside nachgewiesen. Interessant ist Yangonin, das in *R. quelpaertensis* nachgewiesen wurde. Es handelt sich dabei um ein  $\alpha$ -Pyron, das aus einer Zimtsäure und Acetat-Anteilen aufgebaut ist, und mutmaßlich das Produkt einer seltenen Variante der Flavonoidbiosynthese darstellt. Cyanogene Verbindungen (z. B. Triglochinin, Dhurrin in *R. repens*) sind nachgewiesen werden, sind jedoch nicht allgemein vorhanden. Ätherische Öle wurden in *R. acris*, *R. platanifolius*, *R. repens*, und *R. nemorosus* analysiert (KELEMEN et al. 2019). Bei *R.*-Arten wurden an organischen Säuren mengenmäßig überwiegend Apfelsäure (*R. repens*) gefunden.

**Bedeutung als Giftpflanzen.** Die Frischpflanzen können durch das stark haut- und schleimhautreizende, blasenziehende Protoanemonin giftig sein. (Die Menge und die Lokalisation der Protoanemoninvorstufen variieren in der Gattung stark.) Nach Resorption vom Protoanemonin soll in Tierversuchen eine Erregung und anschließend eine Lähmung des Zentralnervensystems auftreten. Auch Reizerscheinungen an Niere und ableitenden Harnwegen werden beschrieben. Als besonders toxisch gelten: *R. sceleratus*, *R. thora*, *R. parnassifolius*, *R. acris*. Im Pollen von *R. acris* sind die Konzentrationen des Protoanemonin jedoch zu gering, um auf Larven von Bienen toxisch zu wirken (SEDIVY et al. 2012).

**Verwendung als Zierpflanzen.** Nur etwa 20 *Ranunculus*-Arten werden als Zierpflanzen kultiviert, da die mediterranen Arten meistens nicht frosthart und die interessanten alpinen Arten in der Kultur meist recht schwierig sind. In Steingärten können außer den heimischen Arten *R. alpestris*, *R. crenatus*, *R. glacialis*, *R. parnassifolius* auch *R. amplexicaulis* (Iberische Halbinsel), *R. calandrinoides* (Atlas), *R. insignis* und *R. lyallii* (beide aus Neuseeland) kultiviert werden. Auch die Arten der *R. montanus*-Gruppe und *R. constantinopolitanus* (Türkei) werden kultiviert. Von den nicht winterharten Arten ist *Ranunculus asiaticus* L., Ranunkel (Südosteuropa, Orient), zu nennen: Pflanze ausdauernd, 15–40 cm hoch, zottig behaart, Rhizom mit fleischigen Wurzeln. Äußere Grundblätter 3-lappig, gezähnt, seltener ungeteilt, obere Blätter meist dreizählig. Blüten 3–7 cm im Durchmesser, Kronblätter weiß, gelb, orange, rosa, rot oder purpurn, Staubbeutel purpurschwarz. In der Kultur befinden sich nur gefüllte Formen in verschiedenen Farben. Von den Namenssorten sind zu nennen: ‚Päonienblütige Ranunkeln‘ (Blüten fast halbkugelig wie gefüllte Päonien); ‚Persische Ranunkeln‘ (Stängel straff, wenig beblättert, Blüten halb oder ganz gefüllt); ‚Turban-Ranunkeln‘, ‚Türkische R.‘ (Pflanze starkwüchsig, großblütig, halb oder fast ganz gefüllt) meist als Schnitt- oder Topfpflanze im Frühjahr importiert. Ferner werden *R. gramineus* (s. S. 35) und *R. psilostachys* (s. Adventive Arten) kultiviert. Von den winterharten Arten (*R. acris*, *R. repens*, *R. bulbosus*, *R. aconitifolius*, *R. lanuginosus*) werden meist Formen mit gefüllten Blüten (var. *pleniflorus* bzw. 'Flore pleno') kultiviert. Als Sumpfpflanzen werden *R. flammula* und *R. lingua* häufig in oder an Gartenteichen kultiviert, als Wasserpflanzen *R. aquatilis* L. und *R. circinatus*.

**Adventive und verschollene Arten.** Folgende Arten wurden früher im Gebiet beobachtet oder treten jetzt noch gelegentlich adventiv auf: *R. lateriflorus* DC., 1817, Reg. Veg. Syst. Nat. **1**: 251 (früher heimisch in Österreich: Niederösterreich und Burgenland. Der lang bekannte Fundort auf der Parndorfer Platte [Burgenland, zwischen Parndorf und Neusiedl am See] ist durch Umwandlung in Ackerland vernichtet worden. Das Vorkommen bei Bruck an der Leitha war nur vorübergehend). Die Art ist in Österreich erloschen. – *R. marginatus* D'URVILLE 1822, Mém. Soc. Linn. Paris **1**: 318 (adventiv in Deutschland). – *R. muricatus* L., 1753, Spec. Pl. ed. 1. **1** (adventiv in der Schweiz). – *R. nodiflorus* L. Sp. Pl. 1, 549 (1753), unbeständig in Deutschland. – *R. parviflorus* L., 1758, in LOEFL., Iter Hispan. 303, 57 (adventiv in Deutschland, in der Schweiz Status unsicher oder als Neophyt angegeben; in Italien heimisch bis in die Lombardei, in der Region Trentino-Südtirol eingebürgert). – *R. psilostachys* GRISEB.

(adventiv in Deutschland; Stadtgebiet von Marburg, bei Halle an der Saale, Magdeburg [s. LUDWIG 2004, Hess. Fl. Briefe 54: 26]). – *R. trilobus* DESF., Spic. Fl. Rumel. 1 (2/3): 304 (1843): unbeständig in Deutschland. (alle Angaben für Deutschland nach HAND et al.: Florenliste von Deutschland (Gefäßpflanzen), begründet von Karl Peter Buttler, Version 11 – 2020. <http://www.kp-buttler.de>).

**Krankheiten und Schädlinge.** Von den zahlreichen pilzlichen Parasiten seien angeführt von den Brandpilzen: *Doassansia putkonenii* LIRO auf *Ranunculus trichophyllus*, *Entyloma ficariae* FISCH. v. WALDH. auf zahlreichen *Ranunculus*-Arten, *Entyloma microsporium* (UNG.) SCHROET. auf *R. acris*, *R. bulbosus*, *R. flammula* und *R. repens*, *Urocystis ranunculi* (LIB.) MOESZ auf *R. acris*, *R. bulbosus*, *R. platanifolius* und *R. repens*, *Urocystis ranunculi-auricomi* (LIRO) ZUND. auf Arten des *R. auricomus*-agg.; von den Rostpilzen: *Puccinia magnusiana* KOERN. auf zahlreichen *Ranunculus*-Arten, *Schroeteriaster alpinus* (SCHROETT.) MAGN. auf *R. lanuginous*, *R. montanus* und *R. serpens*, *Uromyces dactylidis* OTTH, *U. festucae* und *U. poae* auf zahlreichen *Ranunculus*-Arten. Alle diese Pilze erzeugen meist blasige Auftreibungen bzw. Knoten oder Warzen an Stängeln und Blättern. Von den falschen Mehltauen sei erwähnt *Erysiphe nitida* (WALLR.) RABH. an zahlreichen *Ranunculus*-Arten; von den echten Mehltauen *Peronospora ranunculi* GM. an zahlreichen *Ranunculus*-Arten und *P. alpicola* GM. an *R. aconitifolius*, *R. platanifolius*, *R. kuepferi* und *R. seguieri*. Von den tierischen Schädlingen sind zu erwähnen Wurzelgallenälchen (*Meloidogyne*-Arten) in den Wurzeln, Stängelälchen (*Ditylenchus dipsaci* KÜHN) an Stängeln, die Schaumzikade (*Philaenus spumarius* L.), verschiedene Gallmücken (*Dasyneura*-Arten), die Missbildungen an Stängeln und Blüten verursachen; Gallmilben (*Epitrimerus*-Arten) und die Blattlaus *Thecabius affinis* KLTB.

**Volksnamen.** Der Name Hahnenfuß erscheint bereits als *hanenvuo*z u. ä. in den althochdeutschen Glossen, gilt aber hier auch für andere Pflanzen, nicht nur für *Ranunculus*-Arten. Für *R. acris* (und ähnliche Arten) begegnet uns Ha(h)nenfuß schon in den Kräuterbüchern des 16. Jahrhunderts. Der Name bezieht sich auf die handförmig oder vogelfußähnlich geteilten Blätter. Mundartliche (in manchen Gegenden kaum volkstümliche) Formen sind Hânenfoot (niederdeutsch), Hohnefuß (Pfalz), Hamfortsblume (Vorarlberg), Hempfel, Hempfele (aus „Hahnenfuß“ zusammengezogen bzw. synkopisiert) (Allgäu), Hampfes (Kt. Zürich), Hahnenpot (-pfote) (Mörs, Kleve), Hahnenpattken (Hiddingsel/Coesfeld), Hahnenschouken (Westfäl. Schocken ‚Fuß, Bein‘) (Lehmufel/Iserlohn), Hahnentritt (Soldin/Brandenburg), Hahnkramperl (Kramperl ‚kleine Kralle‘) (Stainz/Steiermark), Hanegratzer (Nordtirol), Gickelhax'n (Niederbayern), Giggerigi (= Hahn) (Brandenberg/Tirol), Heuifueß (Schweiz), Henna-pratzen (Leizachtal, Oberbayern), Krofout (Krähenfuß) (rheinisch), Kranefoot, Kreienfoot (Gegend von Osnabrück), Krahstelze (Steiermark), Kronschoken (Schoken ‚Beine‘) (rheinisch), Krahnaxen (Kelchsau/Tirol). Auf Farbe, Glanz und Form der Blüte gehen Namen wie Butterblume (so schon Mitte des 16. Jahrhunderts, im ganzen deutschen Sprachgebiet häufig), Batterschlöckche (rheinisch), Butternäppel (-näpflein) (Sächsische Schweiz), Butterschüsseln (Kufstein), Anke(n)maie(n) (alemannisch Anke ‚Butter‘) (Freiburg i. B.), Schmalzblum (im Oberdeutschen sehr verbreitet), Schmalzknollen (Tirol, Kärnten), Schmalzkachel (Kachel ‚Topf‘) (schwäbisch), Schmalzpfännle (schwäbisch), Schmirchel (Riesengebirge), Schmerblume (Schmer ‚Fett‘) (Unterfranken), Spiegelblume (so schon bei CORDUS 1561, jetzt noch im Niederdeutschen), Glinzerle (alemannisch), Glitzerli (Schweiz), Glisseblüemli (Schweiz), Glitzerpfandli u. ä. (Tirol), Goldschüssele (Schwarzach/Osttirol), Goldblume (Niederlausitz, Schweiz), Eierblume (Lothringen), Gaggle (= Ei) (Pfalz), Toiflaugen (Teufel-) (Kärnten). Der scharfe Saft der frischen Pflanze wirkt örtlich reizend und bringt Rötungen sowie Blasenbildungen hervor: Zenger, Zengerblümel, Zengerrosen (zu sengen ‚anbrennen‘) (Kärnten), Brennkraut (Niederösterreich), Blattere(n)meie(n) (Töbel/Wallis), Seeri (= entzündet sein) (Lax/Wallis), Wetz (zu watz

‚scharf‘, vgl. wetzen ‚scharf machen‘) (Pfalz). Die Art ist schädlich, wenn sie grün an das Vieh verfüttert wird, daher *Teufelskraut* (Mondsee/Oberösterreich), *Giftblume* (Unterfranken), *Hungerblume* (schlechtes Futter) (Nassau), *Hundsblume* (Kr. Guben). Auf die Blütezeit geht *Pfingstblume* (z. B. Anhalt). Als Heilpflanze nennt man die Art *Zahnwurzeln* (die Wurzel wird auf den schmerzenden Zahn gelegt) (Atterseegebiet/Oberösterreich), *Auenblume* (Augen-, damit dem Tee die Augen gewaschen werden) (Kr. Teltow), *Flusskrok* (-kraut gegen „Flüsse“ = rheumatische Schmerzen gebraucht) (Sülztal/rheinisch). Weitere Namen sind *Bettseicherle* (Baselland), *Impfblume* (die Kinder drücken den Fruchtstand auf den Oberarm, so dass der Eindruck von Impfnarben entsteht) (Oberbayern), *Schlisserli* (Aargau), *Stäckle* (Gotha).

## Schlüssel zum Bestimmen der im Gebiet verbreiteten Arten der Gattung *Ranunculus*

(Schlüssel für Kleinarten bzw. kritische Sippen s. jeweils bei den Artengruppen)

- 1 Wasserpflanzen mit untergetauchten, vielfach geteilten Wasserblättern und oft auch mit flächigen Schwimmblättern oder nur mit Schwimmblättern (evtl. auch Landformen von Wasserpfl.); Blattabschnitte der geteilten Blätter fädlich; Kronblätter weiß, mit oder ohne gelben Nagel, nicht glänzend ..... Sektion *Batrachium* <http://dx.doi.org/10.21248/gups.61482> 1
- 1\* Land- oder Sumpfpflanzen mit ungeteilten oder meist handförmig geteilten Grund- und Stängelblättern; Blattabschnitte der geteilten Blätter nicht fädlich; Blüten weiß, seltener rötlich oder gelb ..... 2
- 2 Kronblätter weiß oder rötlich; Nektarschuppe trichterförmig oder als schwach gebogene Rippe ausgebildet ..... 3
- 2\* Kronblätter gelb; Nektarschuppe taschenförmig, klappenförmig oder U- bis ringförmig ..... 10
- 3 Kelchblätter außen rotbraun behaart, nach der Blütezeit bleibend ..... 7. *R. glacialis* S. 39 ff
- 3\* Kelchblätter kahl oder weiß behaart, nach der Blütezeit abfallend ..... 4
- 4 Grundständige Blätter ungeteilt, schmal oder breit lanzettlich bis herzförmig, ganzrandig; Hauptnerven parallel bis bogenförmig-parallel verlaufend ..... 5
- 4\* Grundständige Blätter geteilt oder wenn ungeteilt, dann rundlich, Blattrand gezähnt oder gekerbt; Hauptnerven sich handförmig verzweigend oder netzartig ..... 6
- 5 Grundständige Blätter schmal lanzettlich, meist kahl, Kelchblätter kahl oder am Rand bewimpert ..... 11. *R. kuepferi* S. 50 ff
- 5\* Grundständige Blätter breit lanzettlich bis herzförmig, am Rand und auf der Oberseite meist zottig behaart; Kelchblätter zottig behaart ..... 6. *R. parnassifolius* S. 36 ff
- 6 Pflanzen niedrig, (3)5–15(20) cm hoch, 1- bis 4-blütig; Stängelblätter sitzend, von den Grundblättern deutlich verschieden; subalpin bis subnival ..... 7
- 6\* Pflanzen groß, (20)50–100(150) cm hoch, meist mehr als 5-blütig; untere Stängelblätter gestielt, den Grundblättern ähnlich; montan bis subalpin ..... 9
- 7 Nektarschuppe nicht ausgebildet ..... 1.–3. *R. alpestris*-Gruppe S. 26 ff
- 7\* Nektarschuppe trichterförmig ..... 8
- 8 Grundständige Blätter ungeteilt ..... 4. *R. crenatus* S. 33 ff
- 8\* Grundständige Blätter mehrfach geteilt ..... 10. *R. seguieri* S. 47 ff
- 9(6) Mittelabschnitt der Blätter bis zum Grunde frei (Teilung bis zum Mittelnerv reichend), oft gestielt; Blütenstiele behaart, 1- bis 3-mal so lang wie ihre Tragblätter; Fruchtschnabel 0,5–1 mm lang ..... 8. *R. aconitifolius* S. 43 ff

- 9\* Mittelabschnitt der Blätter am Grunde nicht frei, mit 3–10 mm breiter Basis sitzend; Blütenstiele meist kahl, 3- bis 5-mal so lang wie ihre Tragblätter; Fruchtschnabel 1–1,5 mm lang ..... 9. *R. platanifolius* S. 45 ff
- 10(2) Unterstes Stängelblatt rund oder nierenförmig, ungeteilt, gezähnt oder höchstens vorn bis auf 1/3 geteilt..... 11
- 10\* Unterstes Stängelblatt lanzettlich, ungeteilt oder bis über die Mitte drei- od. mehrteilig ..... 12
- 11 Grundständige Blätter zur Blüte- und Fruchtzeit fehlend; unterstes Stängelblatt mit rundlich bis nierenförmiger, am Grund herz- bis nierenförmiger Spreite, rundherum gekerbt..... 12. *R. thora* S. 54 ff
- 11\* Grundständige Blätter zur Blüte- und Fruchtzeit oft deutlich ausgebildet; unterstes Stängelblatt mit breit-nierenförmiger, am Grund keilförmiger bis gestutzter Spreite, nur vorn grob gelappt bis gespalten ..... 13. *R. hybridus* S. 56 ff
- 12(10) Pflanze seidig-wollig behaart; Wurzeln knollig verdickt. .... 33. *R. illyricus* S. 119 ff
- 12\* Pflanze nicht seidig-wollig, z. T. aber abstehend oder anliegend behaart, Wurzeln nicht knollig verdickt ..... 13
- 13 Grundständige Blätter grasähnlich oder lanzettlich, ungeteilt, ganzrandig oder höchstens entfernt gezähnt ..... 14
- 13\* Grundständige Blätter nicht lanzettlich, meist geteilt (wenn ungeteilt, dann rundlich) oder grob gezähnt ..... 17
- 14 Stängel am Grunde mit Faserschopf; Nüsschen deutlich grubig skulpturiert; Pflanzen trockener Standorte (Wallis) ..... 5. *R. gramineus* S. 35 ff
- 14\* Stängel am Grunde ohne Faserschopf; Nüsschen nicht grubig skulpturiert, nur sehr fein punktiert; Pflanzen feuchter Standorte ..... 15
- 15 Pflanzen mit langen unterirdischen Ausläufern, aufrecht, Blüten (2–) 3–4 cm im Durchmesser ..... 18. *R. lingua* S. 66 ff
- 15\* Pflanzen ohne unterirdische Ausläufer, aber niederliegend-rasig oder bogig aufsteigend, aufrecht, Blüten 0,3–1,5 (–2) cm im Durchmesser ..... 16
- 16 Pflanzen (5)20–50(70) cm hoch, bogig aufsteigend oder aufrecht, Stängel ± kräftig, an den unteren Knoten wurzelnd; Blätter 0,3–2,5 cm breit; Blüten 0,7–1,8 cm im Durchmesser; Fruchtschnabel gerade, 1/5–1/10 so lang wie das Nüsschen ..... 19. *R. flammula* S. 68 ff
- 16\* Pflanze niederliegend, rasenförmig, Stängel fadenförmig, an jedem Knoten wurzelnd, Stängelglieder bogig gekrümmt; Blätter 0,1–0,4 cm breit; Blüten 0,3–0,5 cm im Durchmesser; Fruchtschnabel gekrümmt, etwa 1/3–1/4 so lang wie das Nüsschen ..... 20. *R. reptans* S. 72 ff
- 17 Nüsschen zu 3–8, ohne Schnabel 4–7 mm lang, mit Stacheln oder Höckern besetzt..... 21. *R. arvensis* S. 76 ff
- 17\* Nüsschen zahlreich ([10–] 20–100), ohne Schnabel höchstens 4 mm lang, ohne Stacheln (manchmal mit Höckerchen) ..... 18
- 18 Kelchblätter zurückgeschlagen ..... 19
- 18\* Kelchblätter aufrecht bis abstehend ..... 20
- 19 Stängel am Grunde knollig verdickt; Nüsschen an den Seiten ohne Höckerchen ..... 36. *R. bulbosus* S. 99 ff
- 19\* Stängel am Grunde nicht knollig verdickt; Nüsschen an den Seiten gewöhnlich mit Höckerchen ..... 35. *R. sardous* S. 97 ff
- 20 Blütendurchmesser 0,5–1 cm, Nüsschen 0,8–1,4 mm lang ..... 21
- 20\* Blütendurchmesser 1,2–3,5 cm, Nüsschen 1,5–4 mm lang ..... 22

- 21 Pflanzen 10–100 cm hoch, 1–2-jährig, 5- bis vielblütig; planar bis montan..... 14. *R. sceleratus* S. 59 ff
- 21\* Pflanzen 1–5 cm hoch, ausdauernd, 1–2-blütig; alpin bis subnival..... 17. *R. pygmaeus* S. 63 ff
- 22 Grundständige Blätter von den unteren Stängelblättern in der Regel stark verschieden; Nüsschen behaart ..... 23
- 22\* Grundständige Blätter und untere Stängelblätter gleich oder kaum verschieden; Nüsschen kahl ..... 25
- 23 Blüten und Nüsschen vollständig ausgebildet; Pollen größtenteils gut ausgebildet (>80%)..... 24
- 23\* Blüten und Nüsschen unvollständig ausgebildet (teilweise abortiert); Pollen größtenteils abortiert (<80%)..... 15./16. *R. auricomus* agg. S. 62 ff
- 24 Grundblätter zur Blütezeit groß (4–10 cm lang), meist alle ungeteilt, im Umriß rundlich bis nierenförmig; unterstes Stängelblatt mit breiten, verkehrt-eilanzettlichen, gezähnten Abschnitten ..... 15. *R. cassubicifolius* S. 62 ff
- 24\* Grundblätter zur Blütezeit kleiner als 4 cm, fünfteilig bis mehrfach geteilt, mit deutlicher Blattfolge; unterstes Stängelblatt mit linealischen, meist ganzrandigen Abschnitten ..... 16. *R. notabilis* S. 62 ff
- 25 Torus (zumindest an der Spitze) behaart..... 26
- 25\* Torus kahl..... 29
- 26 Pflanze mit oberirdischen Ausläufern, niederliegend-bogig aufsteigend; alle Grundblätter in der Regel mit deutlich gestieltem Mittelabschnitt..... 27. *R. repens* S. 103 ff
- 26\* Pflanze ohne oberirdische Ausläufer, aufrecht oder wenigstens zu Beginn der Blütezeit aufrecht, erste Grundblätter teilweise mit gestieltem Mittelabschnitt ..... 27
- 27 Blütenstiele längs gefurcht, Nüsschen berandet..... 24a.–e. *R. polyanthemos* S. 88 ff
- 27\* Blütenstiele ungefurcht, Nüsschen nicht berandet..... 28
- 28 Staubfadenansatzstelle und oberer Teil des Wurzelstocks behaart; Torus rundherum behaart; Spreite junger Blätter im noch gefalteten Zustand nach unten geknickt ..... 28. *R. breyninus* S. 108 ff
- 28 Staubfadenansatzstelle und Wurzelstock kahl; Torus meist nur an der Spitze mit einem Haarbüschel; Spreite junger Blätter im noch gefalteten Zustand aufrecht ..... 29.–32. *R. montanus*-Gruppe S. 111 ff
- 29(25) Ganze Pflanze dicht abstehend behaart; Fruchtschnabel etwa 1/3 so lang wie das Nüsschen, hakig gebogen oder eingerollt; Kronblätter dottergelb ..... 23. *R. lanuginosus* S. 85 ff
- 29\* Pflanze locker kurz anliegend behaart oder kahl, Fruchtschnabel höchstens 1/4 so lang wie das Nüsschen, gerade oder schwach gebogen; Kronblätter gelb ..... 22. *R. acris*-Komplex S. 79 ff

**Anmerkung.** Da bei den Arten der Gattung *Ranunculus* die Ausgestaltung der Blütenhülle sehr einheitlich ist, werden bei den einzelnen Arten die allgemeineren Begriffe wie äußere und innere Blütenhüllblätter in gewohnter Weise als Kelch- und Kronblätter bezeichnet. Die Nektarschuppen sind nicht durchgängig ausgebildet, daher wird im positiven Fall immer darauf hingewiesen.



**Abb. 6** | *Ranunculus alpestris*. Foto: F. HADACEK

**Sektion Epirotes (PRANTL) L. BENSON** (*R. alpestris*-Gruppe s. str.)

Die Sektion *Epirotes* umfasst im Gebiet drei nahverwandte, meist als Arten getrennte Sippen: *R. alpestris* L. (→ **Abb. 6**) (süd- und mitteleuropäische Gebirge), *R. bilobus* BERTOL. (Südalpen) und *R. traunfellneri* HOPPE (südöstliche Alpen). Die früher oft zu dieser Gruppe gestellte, oberflächlich ähnliche Art *R. crenatus* WALDST. et KIT. (Balkanhalbinsel, Karpaten, östliche Zentralalpen) ist mit dieser Gruppe nicht nächst verwandt (→ **Abb. 1**) und wird deshalb in Sektion *Leucoranunculus* BOISS. gestellt. Zu dieser Sektion gehört auch *R. magellensis* TEN. (Abruzzen, Zentralapennin, möglicherweise konspezifisch mit *R. crenatus*, → **Abb. 1**). *Ranunculus alpestris*, *R. bilobus* und *R. traunfellneri* haben Nektardrüsen ohne Nektarschuppen (höchstens als gebogene Querrippe ausgebildet; → **Abb. 1**), die Nervatur auf der Oberseite der grundständigen Blätter ist bis in die Zähne hinein gut sichtbar, und die Früchtchen sind (ohne Schnabel) 1–1,5 mm lang; die drei Arten sind selbststeril und voll fertil kreuzbar. *Ranunculus crenatus* sowie *R. magellensis* und *R. cacuminis* (Sekt. *Leucoranunculus*) haben Nektardrüsen mit bis 2 mm langen, trichter- bis röhrenförmigen Nektarschuppen, die Nervatur auf der Blattoberseite ist nicht bis in die Zähne hinein sichtbar, und die Nüsschen sind 1,5–2,5 mm lang; *R. crenatus*

und *R. magellensis* sind selbstfertil. Die Arten beider Sektionen sind einheitlich diploid mit  $2n = 16$  Chromosomen und haben den gleichen Karyotyp (BALTISBERGER & MÜLLER 1981, MÜLLER & BALTISBERGER 1984, BALTISBERGER & WIDMER, 2009). Experimentelle Kreuzungen zwischen *R. cacuminis* und *R. alpestris* bleiben steril, wohingegen Nachkommen von *R. cacuminis* × *R. crenatus* eingeschränkt fertil sind (BALTISBERGER 1994).

Die Sektion *Epirotes* gehört zu einer größeren Klade weißblühender Arten, die vor allem in den europäischen Gebirgen verbreitet ist (→ **Abb. 1**). Die genetische Differenzierung innerhalb der Gruppe ist gering und stimmt nur teilweise mit dem bisherigen Artkonzept überein. Diese Inkongruenz kann durch eine junge, vermutlich erst im frühen Pleistozän erfolgte Sippendifferenzierung und durch Hybridisierung erklärt werden (PAUN et al. 2008). Die Arten sind auch morphologisch nur schwach durch den Blattschnitt der Grundblätter unterschieden und voll fertil kreuzbar.

**Literatur.** ARIETTI, N. & A. CRESCINI 1971: Gli endemismi della flora insubrica. Il *Ranunculus bilobus* BERTOL. nel quadro della sez. *Leucoranunculus* BOISS. Nat. Bresc., Ann. Mus. Civ. St. Nat. Brescia **8**: 6–36. – BALTISBERGER, M. & M. MÜLLER 1981: Comparative cytotaxonomical studies in *Ranunculus seguieri* and the *Ranunculus alpestris*-group. Pl. Syst. Evol. **138**: 269–289. – GERBER J.-D., M. BALTISBERGER & A. LEUCHTMANN 2004: Effects of a snowmelt gradient on the population structure of *Ranunculus alpestris* (Ranunculaceae). Bot. Helv. **114**: 67–78. – BALTISBERGER, M. & A. WIDMER, 2009: Chromosome numbers and karyotypes within the *Ranunculus alpestris*-group (Ranunculaceae) Organisms, Divers. Evol. **9**: 232–243. – GERBER J.-D., M. BALTISBERGER & A. LEUCHTMANN 2004: Effects of a snowmelt gradient on the population structure of *Ranunculus alpestris* (Ranunculaceae). Bot. Helv. **114**: 67–78. – HÖRANDL, E., C. DOBES, J. SUDA, P. VIT, T. URFUS, E. M. TEMSCH, A. C. COSENDAL, J. WAGNER & U. LADINIG. 2011: Apomixis is not prevalent in subnival to nival plants of the European Alps. Annals Bot. **108**: 381–390. – KUNZ, H. 1938: Über das angebliche Vorkommen von *Ranunculus bilobus* BERTOL. in der Schweiz. Mit einigen Bemerkungen zur bisherigen systematischen Gliederung des *Ranunculus alpestris* L. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **48**: 253–272. – MÜLLER, M. & M. BALTISBERGER 1984: Cytotaxonomische Untersuchungen in der Artengruppe des *Ranunculus alpestris* (Ranunculaceae). Pl. Syst. Evol. **145**: 269–289. – PAUN, O., P. SCHÖNSWETTER, M. WINKLER, INTRABIODIV CONSORTIUM & A. TRIBSCH 2008: Historical divergence vs. contemporary gene flow: evolutionary history of the calcicole *Ranunculus alpestris* group (Ranunculaceae) in the European Alps and the Carpathians. Molec. Ecol. **17**: 4263–4275. – PITSCHMANN, H. & H. REISIGL 1959: Endemische Blütenpflanzen der Südalpen zwischen Luganersee und Etsch. Veröff. Geobot. Inst., Stiftung Rübel, Zürich **35**: 44–68. – STEINACHER, G. & J. WAGNER 2012: Effect of temperature on the progamic phase in high-mountain plants. Plant Biol. **14**: 295–305. – SUŠNIK, F. 1961: Taksonomska in horoloska problematika taksona *Ranunculus traunfellneri* HOPPE. Biol. Vest. (Ljubljana) **8**: 17–26.

### Schlüssel zum Bestimmen der im Gebiet verbreiteten Arten der Sektion *Epirotes*:

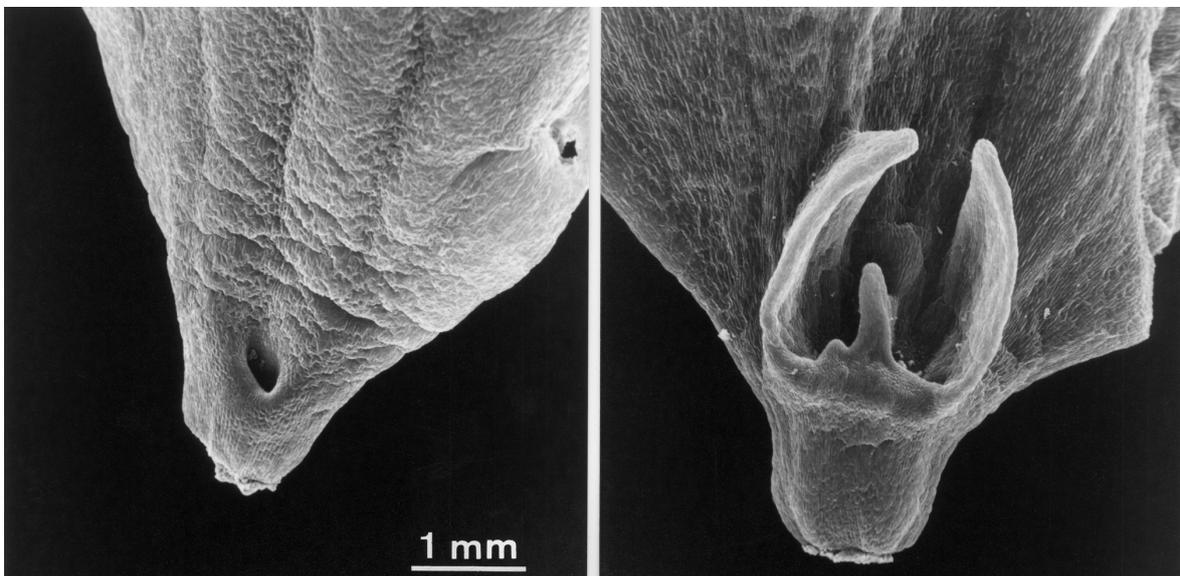
- 1 Grundständige Blätter ungeteilt oder höchstens bis auf 3/4 3-teilig, die seitlichen Abschnitte ungeteilt.....3. *R. bilobus* S. 32 ff
- 1\* Grundständige Blätter mindestens bis auf 1/2 3-teilig, seitliche Abschnitte 2- oder 3-teilig .....2
- 2 Grundständige Blätter bis 1/2– (4/5) 3-teilig; Mittelabschnitt an der Basis meist breiter als 2,5 mm, gekerbt bis gespalten mit rundlichen bis länglichen, stumpfen (selten spitzen) Zipfeln; reife Sammelfrucht kugelig.....1. *R. alpestris* S. 28 ff
- 2\* Grundständige Blätter auf 4/5 od. bis zum Grunde 3- bis 7-teilig; Mittelabschnitt an der Basis höchstens 2 mm breit, gespalten, mit länglichen, spitzen Zipfeln; reife Sammelfrucht eiförmig ...  
..... 2. *R. traunfellneri* S. 30 ff

## 1. *Ranunculus alpestris*<sup>6</sup>

LINNAEUS 1753, Spec. Pl. 1: 553. – Syn.: *R. alpestris* subsp. *alpestris* – Alpen-Hahnenfuß. –  
 → Tafel 4, Fig. 35, 15, Fig. 5; → Abb. 6–8.

Pflanze ausdauernd, (2–)5–15(–20) cm hoch, aufrecht, kahl; grundständige Blätter bis 8 cm lang gestielt, Spreite im Umriss rundlich bis nierenförmig, bis 2 cm lang und 3,5 cm breit, bis auf 1/2–(4/5) 3-teilig, Ausschnitt an der Spreitenbasis stumpfwinklig bis wenig spitzwinklig; Mittelabschnitt an der Basis meist breiter als 2,5 mm, gekerbt bis gezähnt oder wenig tief 3-teilig; Mittelzahn des Mittelabschnittes höchstens 1,5 mal so lang wie breit; seitliche Abschnitte höchstens bis auf 1/2 2-teilig, gezähnt; Nerven netzig verbunden, auf der Blattoberseite bis in die Zähne hinein gut sichtbar; Spreite frisch glänzend, dunkelgrün; Stängelblätter 0–3, sitzend, ungeteilt und schmal-lanzettlich oder 3-teilig und die Abschnitte schmal-lanzettlich; Blüten 1,5–3 cm im Durchmesser; Stängel meist ein-, selten mehrblütig; Kronblätter breit eiförmig, weiß, vorn abgerundet bis herzförmig ausgerandet, 8–14 mm lang, ohne Nektarschuppe (nur als gebogene Querrippe ausgebildet, Abb. 1, 7); Torus kahl; Sammelfrucht kugelig; Nüsschen seitlich gewölbt, rundlich, unberandet, ohne Schnabel 1–1,5 mm lang, Fruchtschnabel gerade oder leicht gebogen, vorn hakig gekrümmt (→ Taf. 4, Fig. 35; → Abb. 8). – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: V–VIII.

**Ökologie und Reproduktionsbiologie.** Meist sehr häufig und gesellig an lange schneebedeckten, vom Schmelzwasser durchfeuchteten Stellen, auf grundfeuchten, mehr oder weniger nährstoffreichen, kalkhaltigen, humosen, lehmreichen Feinschuttböden und im rutschenden GrobSchutt auf frischen, kurzrasigen Triften in der Nähe des Schnees. In Blaukressenfluren oder im *Salicetum retusae-reticulatae* (*Arabidion caeruleae*-Charakterart) und offenen Rostseggenhalden oder in feuchten Felsspalten von 1500 bis 2760 m. In Graubünden am Piz Ftur bis 2960 m. In Schuttfluren auch tief herabsteigend. Am Achensee bei 930 m, Sparchenmühle bei Kufstein (Nordtirol) bei 500 m. Steigt in der Tatra bis



**Abb. 7** | Nektardrüsen bei *Ranunculus* sect. *Epirotas* und *R. sect. Leucoranunculus*:  
 links: *R. alpestris* s.str. ohne Nektarschuppe; rechts: *R. crenatus* mit tütenförmiger Nektarschuppe.  
 Foto: C. WAGNER, REM-Labor, Bot. Inst. Universität Zürich

<sup>6</sup> *alpestris* = lat. aus den Alpen stammend.



**Abb. 8** | Habitus, Blätter und Sammelfrucht von *Ranunculus alpestris*. Original: A. KÄSTNER

248 m herab. Die Art ist obligat sexuell und auskreuzend (GERBER et al. 2004, HÖRANDL et al. 2011) und in ihrer Reproduktionsbiologie an niedrige Temperaturen an hochalpinen Standorten angepasst (STEINACHER & WAGNER 2012).

**Allgemeine Verbreitung.** In den Kalkgebieten der süd- und mitteleuropäischen Gebirge: Kantabrisches Gebirge, Pyrenäen, Alpen, Jura, Nord- und Zentralapennin, Nord- und Südkarpaten. Verbreitungskarte: JALAS & SUOMINEN (1989). In den südöstlichen Kalkalpen durch *R. traunfellneri*, in den norditalienischen Kalkalpen durch *R. bilobus* ersetzt.

**Zonale Arealdiagnose:** sm-temp//alp·oz<sub>(1)</sub>-2EUR

**Regionale Arealdiagnose:** pyr+zentralapp//alp+alpisch+carp//dealp

**Verbreitung im Gebiet.** In allen Ländern. Häufig in den Nordalpen, weniger häufig in den Zentral- und Südalpen. In den östlichen Karawanken auf der Peca und dem Plešivec, Uršlja gora und östlich Košice. Im Schweizer Jura selten, vom Südwesten bis Balmfluh im Kt. Solothurn. Verbreitungskarten: SUŠNIK (1961), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Naturschutz und Gefährdung.** Die Art ist in den meisten Regionen der Alpen häufig, die Populationen sind groß und ihre Standorte nicht bedroht, die Art ist deshalb insgesamt nicht gefährdet. Einzig am Rande des Verbreitungsgebietes (z. B. im Nordjura), aber auch an isolierten Kalkstellen im Silikatbereich (z. B. Planneralpe, Wölzer Tauern, Steiermark, Österreich) und an tiefgelegenen Fundorten könnten Populationen klein und auch oft potenziell gefährdet sein. So befindet sich z. B. die Population an der Balmfluh (Jura, Kt. Solothurn, Schweiz) auf nordexponierten Felsbändern im Waldbereich unter 1500 m ü. M. und besteht nur aus wenigen Hundert Individuen. Die Standorte sind zwar nicht bedroht, trotzdem ist diese Population potenziell gefährdet, insbesondere bei einer weiteren Zunahme der Jahresmitteltemperatur. Zu ihrer Erhaltung kann nichts unternommen werden.

**Variabilität der Art.** Da bei *R. alpestris* die Form und der Teilungsgrad der grundständigen Blätter stark variieren, wurden zahlreiche Unterarten und Varietäten beschrieben, denen aber kein systematischer Wert zukommt (KUNZ 1938, MÜLLER & BALTISBERGER 1984). Einzelne Pflanzen mit extremem Teilungsgrad können mit *R. traunfellneri* (tief und fein geteilte Blätter) bzw. *R. bilobus* (wenig tief geteilte Blätter) verwechselt werden. Betrachtet man aber die Populationen als Ganzes, bereitet die Zuordnung zu *R. alpestris* meist keine Probleme.

**Volksnamen.** Als Alpenpflanze heißt die Art *Gamskress* (Niederösterreich), *Jegerblettleni* (die Gemsjäger kauen die Pflanze als Mittel gegen Schwindel) (Frutigen/Bern). Die Art hieß früher ebenso wie *R. aconitifolius* und *R. glacialis* *Rückkehrzu* und *Weißes Besengablüh* (Fusch/Pinzgau), s. auch *Gelbes Besengablüh* (*R. montanus*).

## 2. *Ranunculus traunfellneri*<sup>7</sup>

HOPPE 1819, Flora (Regensburg) **2**: 731. – Syn.: *R. alpestris* L. subsp. *traunfellneri* (HOPPE) P. Fourn. 1936, Quatre Fl. France: 354. – *Traunfellners Hahnenfuß*. – → **Abb. 9, 10**.

Dem *R. alpestris* ähnlich, jedoch zierlicher, (2–)5–12 cm hoch; grundständige Blätter bis 4 cm lang gestielt, Spreite im Umriss rundlich bis 5-eckig, bis 1,5 cm lang und 2,5 cm breit, tiefer als bis auf 4/5, oft bis zum Grunde 3-teilig, Ausschnitt an der Spreitenbasis spitzwinklig (Winkel kleiner als 15°) oder Spreitenränder sogar überlappend; Mittelabschnitt an der Basis höchstens 2 mm breit, tief 3–5-zählig; Mittelzahn des Mittelabschnittes 1,5- bis 3-mal so lang wie breit; seitliche Abschnitte auf 1/2 bis 1/5 2–3-teilig (Blätter deshalb scheinbar 5–7-teilig); Spreite matt, nicht oder schwach netznervig; Stängel 1-, selten 2-blütig; Kronblätter vorn abgerundet bis herzförmig ausgerandet, 6–10 mm lang; reife Sammelfrucht eiförmig; Nüsschen ähnlich wie bei *R. alpestris* (→ **Abb. 10**). – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: V–VIII.

**Standort und Vergesellschaftung.** Ähnlich wie *R. alpestris*.

<sup>7</sup> *traunfellneri* = benannt nach dem Apotheker Alois TRAUNFELLNER (1782–1840) aus Klagenfurt, einem Bekannten von HOPPE.

**Allgemeine Verbreitung.** Endemit der südöstlichen Kalkalpen: Karawanken, Steiner Alpen (Kamnische Alpe), Julische Alpen, südlich bis zum Krainer Schneeberg (Snežnik).

**Zonale Arealdiagnose:** sm/alp·oz<sub>2</sub>EUR Endemit

**Regionale Arealdiagnose:** (nordwestillyr)+ostcarn//alp

**Verbreitung im Gebiet.** In Österreich in den Karawanken vom Hochobir westwärts (Westkärnten); in Slowenien in den Westkarawanken sowie den Steiner und den Julischen Alpen, Snežnik (Karten in SUŠNIK 1961, JOGAN 2001: Gradivo za atlas flore Slovenije = Materials for the atlas of flora of Slovenia. Miklavž na Dravskem polju: Center za Kartografijo Favne in Flore; Slowenien); in Italien im Grenzgebiet zu Slowenien (nachgewiesen auf der slowenischen Seite der Grenzberge Mangart, Canin und Matajur und auf der italienischen Seite durch POLDINI 1975, s. Karte in Webbia 29: 460/461).

**Naturschutz und Gefährdung.** Die Populationen von *R. traunfellneri* sind individuenreich und die Standorte nicht bedroht. Die Art ist deshalb nicht gefährdet.

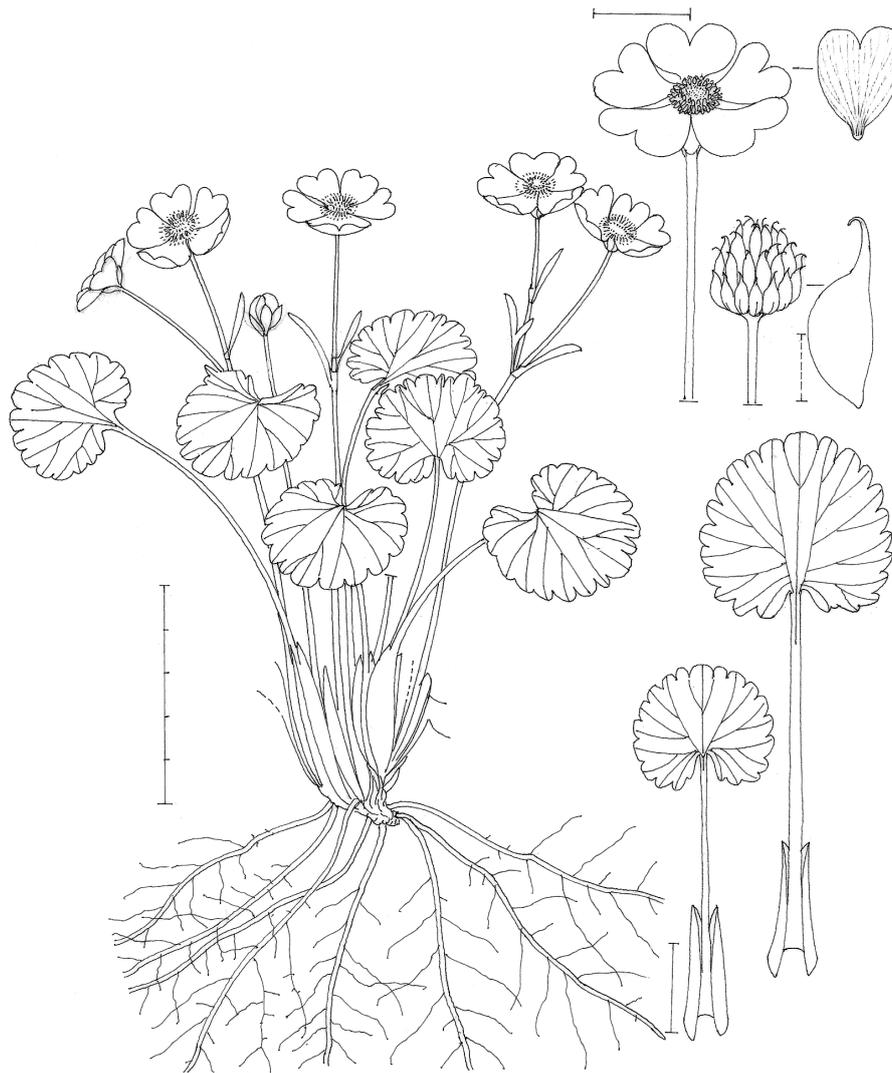
**Variabilität der Art.** Die von KUNZ (1938) erwähnten Zwischenformen zu *R. alpestris* aus den Raibler Alpen (nördliche Julische Alpen) fallen unter die (nur geringe) Variabilität von *R. traunfellneri* (SUŠNIK 1961).



**Abb. 9** (oben) | *Ranunculus traunfellneri*. Foto: F. HADACEK

**Abb. 10** | Habitus, Blätter und Sammelfrucht mit Früchtchen von *Ranunculus traunfellneri*. Original: A. KÄSTNER





**Abb. 11** | Habitus, Blätter und Sammelfrucht mit Früchtchen von *Ranunculus bilobus*. Original: A. KÄSTNER

### 3. *Ranunculus bilobus*<sup>8</sup>

BERTOLONI 1858, Misc. Bot. **19**: 5. – Syn. *R. crenatus* BERTOLONI 1842, Fl. Ital. **5**: 514, non WALDST. et KIT. (1799). – *R. bertolonii* HAUSMANN 1858, Verh. Zool. Bot. Ges. Wien **8**: 429. – Zweilappiger Hahnenfuss. – → **Abb. 11**.

Bis 15 cm hoch; grundständige Blätter bis 8 cm lang gestielt, Spreite im Umriss rundlich bis nierenförmig, bis 2 cm lang und 2,5 cm breit, ungeteilt oder höchstens bis auf 1/4 3-teilig; Mittelabschnitt (Blatt aber meist ungeteilt) an der Basis breiter als 5 mm, 3-zählig, seitliche Abschnitte ungeteilt, gezähnt; Nerven auf der Blattoberseite bis in die Zähne hinein gut sichtbar; Stängel 1–2-, selten mehrblütig; Kronblätter vorn deutlich ausgerandet, Nektardrüse ohne Nektarschuppe; reife Sammelfrucht kugelig bis eiförmig; Nüsschen ähnlich wie bei *R. alpestris* (→ **Abb. 11**). – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: V–VIII.

<sup>8</sup> *bilobus* lat. = zweilappig, nach den vorn deutlich ausgerandeten Kronblättern.

**Standort und Vergesellschaftung.** Ähnlich wie *R. alpestris*.

**Allgemeine Verbreitung.** Endemit der italienischen Südalpen: Judikarien zwischen Iseosee und Gardasee sowie M. Álben. Verbreitungskarten: ARIETTI & CRESCINI (1971), PITSCHMANN & REISIGL (1959).

**Zonale Arealdiagnose:** sm/alp·oz<sub>2</sub>EUR Lokalendemit

**Regionale Arealdiagnose:** ostinsub/alp

**Verbreitung im Gebiet.** Nur in den italienischen Südalpen. Prov. Trieste (Trento)/Prov. Brescia: Region des M. Tremalzo und vom M. Tombéa bis zum M. Cingla; Prov. Brescia: Corna Blacca bis Dosso Alto und Corno Zeno; isoliert weiter westlich am M. Álben (Prov. Bergamo).

**Naturschutz und Gefährdung.** Die Populationen von *R. bilobus* sind individuenreich und die Standorte nicht bedroht; dies gilt auch für die vom Hauptverbreitungsgebiet etwas isolierten Populationen am Mt. Álben. Die Art ist deshalb nicht gefährdet.

**Variabilität der Art.** Bei *R. bilobus* treten selten auch Einzelpflanzen mit stärker geteilten Grundblättern auf, die nur schwer von *R. alpestris* zu unterscheiden sind (s. auch unter *R. alpestris*).

## Sektion *Leucoranunculus* BOISS.

### 4. *Ranunculus crenatus*<sup>9</sup>

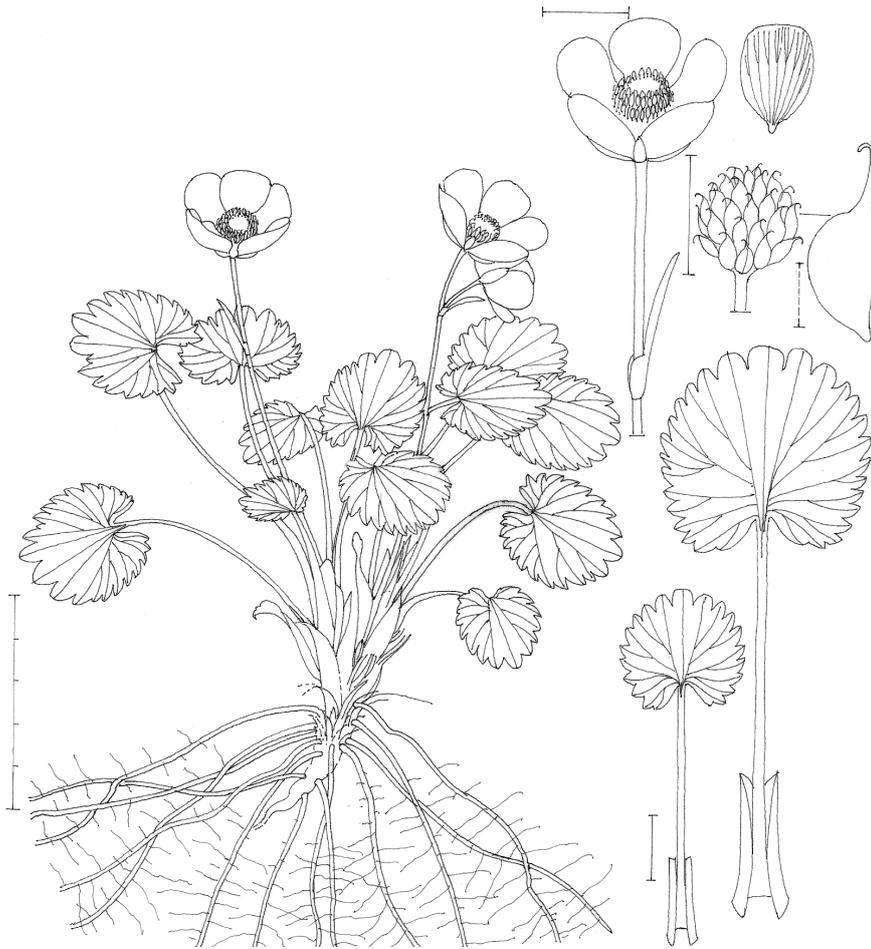
WALDSTEIN et KITAIBEL 1799, Pl. Rar. Hung. **1**: 9. – Syn.: *R. vaginatus* SOMMERAUER 1833, Flora (Regensburg) **16**: 182. – Gekerbter Hahnenfuß. – → **Abb. 12, 13**.

**Literatur.** BALTISBERGER, M. 1994: *Ranunculus cacuminis* and *R. crenatus*, representatives of the *R. alpestris*-group (Ranunculaceae) on the Balkan Peninsula. Pl. Syst. Evol. **190**: 231–244. Weitere Anmerkungen und Literatur siehe auch unter Sektion *Epirotos*.

Halbrosetten-Rhizomstauden, 4–15 (–20) cm hoch; grundständige Blätter bis 5 cm lang gestielt, Spreite im Umriss rundlich, so lang wie breit oder länger als breit, bis 3,5 cm lang und 3 cm breit, ungeteilt, mit nach vorn gerichteten, gegen den Blattgrund kleineren, spitzen Zähnen; Nerven auf der Blattoberseite undeutlich, nicht bis in die Zähne hinein sichtbar; Stängelblätter 0–3, sitzend, ungeteilt und schmal-lanzettlich oder 3-teilig und die Abschnitte schmal-lanzettlich; Blüten 1,5–3 cm im Durchmesser; Stängel 1–3-, selten mehrblütig; Kronblätter weiß, 8–12 mm lang, vorn abgerundet, selten ausgerandet, Nektardrüse mit bis 2 mm langer, trichterförmiger Nektarschuppe; Nüsschen seitlich gewölbt, glatt, ohne Schnabel 1,5–2,5 mm lang, Schnabel gerade oder leicht gebogen, vorn hakig gekrümmt (Abb. 12). – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: V–VIII.

**Standort und Vergesellschaftung.** Auf sauren Böden: alpine Rasen, Schneetälchen, feuchter Feinschutt, selten in Felsspalten; unmittelbar nach der Schneeschmelze erscheinend.

<sup>9</sup> *crenatus* lat. = gekerbt, nach der Form des Blattrandes.



**Abb. 13 (oben)** | *Ranunculus crenatus*.  
Foto: M. BALTISBERGER

**Abb. 12** | Habitus, Blätter und  
Sammelfrucht mit Früchtchen von  
*Ranunculus crenatus*. Original:  
A. KÄSTNER

**Allgemeine Verbreitung.** Gebirge der Balkanhalbinsel (Albanien, Serbien, Mazedonien, Bosnien, Montenegro, Bulgarien), nördlich bis Rumänien (Ost- und Südkarpaten), isolierte Fundorte in den östlichen Zentralalpen (Steiermark). Verbreitungskarte: MEUSEL et al. (1965), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Zonale Arealdiagnose:** sm-(temp)//alp·oz(2-3)EUR

**Regionale Arealdiagnose:** illyr-maced-balc-süd+ostcarp+(zentralnor)//alp

**Verbreitung im Gebiet.** Im Gebiet nur in Österreich in den östlichen Zentralalpen (Steiermark): Rottenmanner Tauern: Kleiner und Großer Bösenstein, Drei Stecken, Hochhaide; Wölzer Tauern: Planneralpe.

**Naturschutz und Gefährdung.** Im Gebiet gibt es nur wenige isolierte Populationen in der Steiermark, diese sind individuenreich. Die Standorte sind nicht bedroht. Trotz ihrer speziellen Lage im Vergleich zur Gesamtverbreitung sind die Populationen nicht gefährdet. Wegen der nur lokalen Vorkommen wird die Art in der Roten Liste von Österreich als potenziell gefährdet angeführt.

Sektion *Ranuncella* (SPACH) FREYN5. *Ranunculus gramineus*<sup>10</sup>

LINNAEUS 1753, Sp. Pl. 1: 549. – Grasblättriger Hahnenfuß. – Taf. 5, Fig. 42; → **Abb. 14**.

**Literatur:** CIRES, E. 2012: *Ranunculus* × *prieti* (Ranunculaceae): A new hybrid from the Cantabrian Mountains (North of Spain) revealed by morphological and molecular analyses. *Plant Biosyst.* **146**: 201–205. – VIANO, J. & E. M. GAYDOU 1984: Fatty-acids and sterols in fruit oils from 3 species gathered in luberon mountain – *Aphyllantes monspeliensis* L., *Ranunculus gramineus* L. and *Cornus sanguinea* L. *Revue Franc. Des Corps Gras* **31**: 195–197.

Pflanze ausdauernd, (5–) 10–25 (–50) cm hoch, aufrecht, kahl oder seltener am Grund mehr oder weniger dicht weißhaarig, mit kugelliger Sprossknolle. Wurzelstock sehr kurz, mit fast gleichmäßig 2–4 cm langen, 2–3 mm dicken sprossbürtigen Wurzeln und einem dichten Faserschopf aus verwitterten Blattscheiden. Grundständige Blätter Grasblättern ähnlich (Name!), lineal-lanzettlich, bis halb so lang wie der Stängel, deutlich parallelnervig, in einen kurzen Blattstiel verschmälert, am Grunde mit Scheide, kahl oder behaart, 7–25 cm lang und 0,1–0,6 (–2) cm breit. Stängelblätter ähnlich, bis 5 cm lang, linealisch oder pfriemlich, kahl. Blüten 1–4, (1,5–) 2–2,5 (–3) cm im Durchmesser. Kelchblätter eiförmig, anliegend, nur an der Spitze zurückgebogen, kürzer als die ziemlich lang genagelten, breit verkehrteiförmigen, gelben, 7–15 mm langen Kronblätter, diese am Grunde mit zungenförmiger, 2 mm langer trichterförmiger Nektarschuppe. Torus kahl. Sammelfrucht zylindrisch bis eiförmig. Nüsschen 2,1–2,5 × 1,4–1,7 mm, seitlich stark gewölbt, an der Oberfläche durch die vorstehenden Nerven grubig skulpturiert, gekielt, kahl. Schnabel sehr kurz, gerade oder gebogen (Taf. 5, Fig. 42). – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: IV–VI (–VII).

**Standort und Vergesellschaftung.** Selten auf meist trockenen Wiesen und sandigen Hügeln, in im Winter und Vorfrühling feuchten, später trockenen, locker berasteten Mulden, auf Kalk- oder Quarzunterlage, von der kollinen bis in die montane Stufe. Im mediterranen Südfrankreich: *Ononidetalia striatae*-Charakterart, im gemäßigten Südosten Frankreichs im Xerobromion (*Ranunculo graminei*-Brometum).

**Allgemeine Verbreitung.** Als westmediterrane Pflanze von Portugal, Spanien, Sardinien ostwärts bis Mittel-Italien, in Frankreich von den Basses Alpes bis in die nördliche Umgebung von Paris, Nordafrika (Marokko bis Tunis). Ein vorgeschobenes Vorkommen in der Schweiz (Wallis). Verbreitungskarten: MEUSEL et al. (1965), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Abb. 14** | *Ranunculus gramineus*: a Habitus; b Kronblatt; c Früchtchen.



<sup>10</sup> *gramineus*, lat. = grasähnlich, nach der Blattform.

**Zonale Arealdiagnose:** m(mo)-sm-(temp)·oz<sub>1-2</sub>EUR

**Regionale Arealdiagnose:** westmed-west-(zentral)submed-südatl

**Verbreitung im Gebiet.** Fehlt in Deutschland und Österreich vollständig. In der Schweiz nur im Mittelwallis: Les Plâtrières bis St. Leonhard bei Sitten (Sion) und früher bei Ardon (Sex-de-Gru).

**Naturschutz und Gefährdung.** Die Art ist in der Schweiz vom Aussterben bedroht und regional gesetzlich geschützt.

**Inhaltsstoffe.** Die Fettsäuren und Sterole der Früchte wurden von VIANO & GAYDOU (1984) untersucht.

**Systematische Stellung.** TAMURA (1995) stellte die Art in eine eigene, monotypische Sektion *Chloeranunculus*. Außer den hellgelben Kronblättern liegen jedoch keine besonderen Unterschiede zu Sektion *Ranuncella* vor, der die Art auch phylogenetisch nahesteht (vgl. → **Abb. 1**). Sie hybridisiert auch mit Arten der Sektion auf der Iberischen Halbinsel (CIRES et al. 2012). Deshalb wird sie hier in die Sektion *Ranuncella* gestellt.

## 6. *Ranunculus parnassiifolius*<sup>11</sup>

LINNAEUS Spec. Pl. **1**: 549. – Herzblättriger Hahnenfuß. – Tafel 6, Fig. 47; Taf. 15, Fig. 3, → **Abb. 15**. (excl. *R. wettsteinii* DÖRFLER 1918, Anz. Akad. Wiss. [Wien] **1**: 282, s. unter Hybriden).

**Literatur.** CIRES, E., C. CUESTA, E. L. PEREDO, M. ANGELES REVILLA & J. S. FERNANDEZ PRIETO 2009: Genome size variation and morphological differentiation within *Ranunculus parnassiifolius* group (*Ranunculaceae*) from calcareous screes in the Northwest of Spain. *Pl. Syst. Evol.* **281**: 193–208. – CIRES, E., C. CUESTA, E. L. ANGELES REVILLA & J. S. FERNANDEZ PRIETO 2010: Intraspecific genome size variation and morphological differentiation of *Ranunculus parnassiifolius* (*Ranunculaceae*), an Alpine–Pyrenean–Cantabrian polyploid group. *Biol. J. Linn. Soc.* **101**: 251–271. – CIRES, E., C. CUESTA, P. VARGAS & J. S. FERNANDEZ PRIETO 2012: Unravelling the evolutionary history of the polyploid complex *Ranunculus parnassiifolius* (*Ranunculaceae*). *Biol. J. Linn. Soc.* **107**: 477–493. – CIRES, E. & J. S. FERNANDEZ PRIETO 2012: The Iberian endemic species *Ranunculus cabrerensis* Rothm.: an intricate history in the *Ranunculus parnassiifolius* L. polyploid complex. *Plant Syst. Evol.* **298**: 121–138. – CIRES, E., M. BALTISBERGER, C. CUESTA, P. VARGAS & J. S. FERNANDEZ PRIETO 2014: Allopolyploid origin of the Balkan endemic *Ranunculus wettsteinii* (*Ranunculaceae*) inferred from nuclear and plastid DNA sequences. *Organisms, Div. & Evol.* **14**: 1–10. – KAULE, G. & M. SCHOBER 1984: Zwei bemerkenswerte Pflanzenfunde in den Bayerischen Alpen: *Ranunculus parnassiifolius* L. (Karwendel) – *Aquilegia einseleana* SCHULTZ (Schinderkar im Mangfallgebirge). *Ber. Bayer. Bot. Ges.* **55**: 132–133. – SANCHEZ, A. B. & A. F. CASADO 1992: A new subspecies of *Ranunculus parnassiifolius* from the Cantabrian mountains, Spain. *Bot. J. Linn. Soc.* **109**: 359–367. – VUILLE, C. 1987: Populations hybridogènes iso- et hétéroplodes chez les *Ranunculus* sect. *Ranuncella* (SPACH) FREYN dans les Pyrénées. In: AMIGO, J. J., A. BAUDIÈ & A. MUSCAT (Hrsg.), *Colloque Intern. de Bot. Pyrénéenne, la Cabanasse (Pyrénées-Orientales)*, 1986: 255–269. – VUILLE, C. & P. KÜPFER 1985: Aposporie chez le *Ranunculus parnassiifolius* L. I. Étude cytoembryologique. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci Nat.* **108**: 123–134.

<sup>11</sup> *parnassiifolius* lat. = herzblatt-blättrige, wegen der Ähnlichkeit der Blätter mit denen von *Parnassia palustris*.

Pflanze ausdauernd, 4–10(–20) cm hoch, Wurzelstock kurz, mit langen, kräftigen Zugwurzeln; Stängel am Grunde knollig verdickt und mit stängelumfassenden, weißlichen, dünnhäutigen Blattscheiden umhüllt, meist bogig aufsteigend, aufrecht, mehrblütig, wie die Blütenstiele mit weißen Wollhaaren besetzt. Grundständige Blätter gestielt, am Grunde mit breiter Scheide, breit lanzettlich bis breit eiförmig oder herzförmig, ungeteilt, meist mit 7 deutlich hervortretenden, parallelen Nerven, am Rand und auf der Oberseite mit weißen, zottigen Haaren besetzt, später verkahlend, bläulichgrün. Stängelblätter zu mehreren, den Grundblättern ähnlich bis eilanzettlich, meist sitzend. Blüten 2–3 cm im Durchmesser. Kelchblätter eiförmig, rötlich, zottig behaart, etwa halb so lang wie die (0–)5(–7) weißen, sonst rötlich überlaufenen, breit eiförmigen, 6–7 mm langen Kronblätter, diese manchmal in der Form unvollständig ausgebildet oder fehlend; an der Basis mit trichterförmiger Nektarschuppe. Torus behaart. Sammelfrucht kugelig. Nüsschen etwa 3 × 2 mm, seitlich stark gewölbt, undeutlich gekielt, geadert, kahl. Schnabel hakenförmig gekrümmt bis spiralg eingekrümmt (Taf. 6, Fig. 47). – Chromosomenzahl:  $2n = 16, 32$ . – Blütezeit: VI–VIII.



**Abb. 15** | *Ranunculus parnassifolius*. Foto: F. HADACEK

**Standort und Vergesellschaftung.** Selten bis zerstreut und truppweise an steinigen, feuchten Hängen, an Moränenhalden, in etwas gefestigtem Feinschutt, auch im beweglichen Grobgeröll, nur auf kalkreicher Unterlage (Schiefer, Kalk, Dolomit). In offenen Pioniergesellschaften, vor allem mit *Scorzoneroides montanus* oder *Thlaspi rotundifolium*, Charakterart des *Leontodonetum montani* (*Thlaspi rotundifolii*) von 1700–2900 m. In Ostgraubünden bis 1850 m herabsteigend. Im Unter-Engadin (Piz Murter). Puschlav (Mt. Salsalbo) aufwärts bis 2780 m, im Wallis bis 2900 m.

**Allgemeine Verbreitung.** Als südmitteleuropäische Gebirgspflanze zerstreut in den Pyrenäen und nordspanischen Gebirgen, Corbières, in den Alpen als Sippe mit Süd-Nord-Disjunktion und südwestalpischem Schwerpunkt vor allem in den kalkreicheren Gebieten der zentralen Ketten: Alpes Maritimes, Hautes Alpes, Basses Alpes, Dauphiné, Savoyen, Wallis, sehr vereinzelt in den Nord- und Südalpen, östlich bis in die Steiermark (Eisenerzer Alpen). Verbreitungskarten: KÜPFER (1974), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Zonale Arealdiagnose:** sm-temp//alp·oz<sub>(1)</sub>-2EUR

**Regionale Arealdiagnose:** cantab+pyr+west-zentral-ostalpisch //alp

**Verbreitung im Gebiet.** Für Deutschland auf dem Grat des Karwendels (Bayern) nahe der österreichischen Grenze entdeckt (KAULE & SCHOBER 1984). In Österreich selten in Vorarlberg: Schindlerspitze am Arlberg, Brüggele-Alpe bei Brand. In Tirol: Oberpatrolalpe bei Zams, südöstliche Hänge des Solsteins, Wettersteingebirge (Sonnenjoch zwischen Hinterriss und Achental), zerstreut im Serleskamm (am Padail und an der Riepenspitze, vorderes Sonnenwendjoch, Serles). In Kärnten: Schobergruppe, bei Lienz (Kerschbaumer Alpe), am Großglockner wohl schon lange ausgerottet, auf der Zoche nördlich der Scharte. In der Steiermark nur auf dem Reiting im feuchten Gesteinsgrus des Gösseck nordöstlich von Mautern im Liesingtal. In der Schweiz selten und lokalisiert im Berner Oberland: Massif de Morteys, Dorenaz, La Vausseresse, Brenlaire; sehr zerstreut im Wallis: Col du Susanfe, Col d' Emaney, Col de Barberine, Dents du Midi, Col de Jorat, Tanneverge, Grandvire, Alpe de Fully, Frête de Saille, Arête de Triqueut, Oldenhorn, Sanetsch, Gemmi, Tubang, Wildstrubel, Varneralp, Lämmeralp, Tschalmet, Plattenhörner, Guggerhubel, Pas de Loup, Torrentalp, Bovine, Gr. St. Bernhard und Zermatt (hier seit GAUDIN nicht wieder aufgefunden). Im Kt. St. Gallen: Fooalpe am Fuß der Scheibe, auf der Höhe des Foopasses. Im Puschlav, M. Salsalbo von 2150–2700 m. Graubünden: Plessur-Albula-Gebiet, östl. des Fimbertales, Urezzas, im Engadin am Wormser Joch. Kt. Glarus: Oberstafel auf Braunwald, 2100 m. In Italien in den Südalpen in der Prov. Sondrio: unterh. Stilfser Joch westlich der Straße, oberhalb Casino dei Rotteri, 2200 m, Passo San Fallo, Val Bruna, M. Cornacchia, Forcola Pedenollo, Umbrail, Campo dei Fiori, Spondalunga, Val Vitelli bis 2300 m, Prov. Trento: M. Saent; in den Judikarischen Alpen: Presanella, Spinale, Fassatal: Monzoni über dem Laghetto delle Selle, Südseite des Reiterjochs 2200 m. Prov. Bozen: Villnöß, in der Umgebung der Franz Schlüter-Hütte, Schluchten am Latemar. Prov. Belluno: (Cadore): Ampezzo, Gerölle des Südosthanges am Nuvolau, 2600–2700 m, Val de Boite, Val de Ansiei. Drei Zinnen, S unterhalb Rif. Auronzo, 2300 m. Prov. Udine: Sasso Nero, Passo dei Cacciatori.

**Naturschutz und Gefährdung.** Die Standorte von *R. parnassifolius* im Gebiet sind meist nicht gefährdet. Die Art ist aber in vielen Regionen relativ selten (d. h. wenige Fundorte). Dies führt dazu, dass die Art in vielen Roten Listen aufgeführt wird, obwohl die einzelnen Populationen individuenreich und meist nicht gefährdet sind: in Deutschland vom Aussterben bedroht, in Österreich potenziell gefährdet, in der Schweiz nicht gefährdet, in Südtirol stark gefährdet.

**Systematische Gliederung und Variabilität.** *R. parnassifolius* wurde ursprünglich in fünf Unterarten gegliedert (KÜPFER 1974). Die neuere Bearbeitung von CIRES et al. (2012) trennt die in den Gebirgen

Kantabriens und Leons vorkommende subsp. *cabrerensis* als eigene Art *R. cabrerensis* ROTHM. (mit zwei Unterarten) ab. *R. cabrerensis* unterscheidet sich von *R. parnassifolius* durch breit herzförmige Blätter und stärker geaderte Früchte. *R. parnassifolius* umfasst nur mehr drei Unterarten, von denen als einzige im Gebiet die tetraploide subsp. *heterocarpus* KÜPFER (1974, Boissiera **23**: 192) vorkommt. Bei dieser in den Alpen vorkommenden Sippe wurde apomiktische Fortpflanzung nachgewiesen (VUILLE & KÜPFER 1985), und die Kronblätter sind oft wie bei anderen apomiktischen Arten reduziert. Subsp. *heterocarpus* unterscheidet sich von den diploiden und tetraploiden Unterarten subsp. *parnassifolius* aus den Ostpyrenäen und subsp. *favargerii* KÜPFER (1974, Boissiera **23**: 191) aus den Westpyrenäen und dem Kantabrischen Gebirge nur durch das Verbreitungsgebiet und sehr geringfügige genetische Unterschiede. Die Unterarten sind morphologisch nicht unterscheidbar (CIRES et al. 2012).

**Hybriden.** *R. wettsteinii* DÖRFLER (1918, Anz. Akad. Wiss. [Wien] **1**: 282), bekannt von einem einzigen Fundort aus dem albanisch-mazedonischen Grenzgebiet (NÖ des Korab), unterscheidet sich von *R. parnassifolius* vor allem durch die nicht ganzrandigen sondern gelappten grundständigen Blätter. Molekulare Untersuchungen von CIRES et al. (2014) legen nahe, dass *R. wettsteinii* eine allo-tetraploide Hybride aus *R. parnassifolius* s.l. und der balkanischen Art *R. montenegrinus* ist.

Von *R. parnassifolius* sind weiters zwei verschiedene Bastardformen mit *R. seguieri* aus den Südtiroler und den Lienzer Dolomiten (Osttirol) bekannt (HUBER 1988): 1) *R. × digeneus* KERNER ex HUBER nothosubsp. *digeneus* 1988, Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **100**: 120, mit teilweise bis zur Mitte geteilten grundständigen Blättern und der Chromosomenzahl  $2n = 24$ . 2) *R. × digeneus* KERNER ex HUBER nothosubsp. *latemarensis* HUBER (1988, Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **100**: 122) mit wenig gezähnten bis ganzrandigen grundständigen Blättern und  $2n = 40$ . Zusätzlich sind aus den Pyrenäen mehrere Bastardformen verschiedener Ploidiestufen zwischen *R. parnassifolius* s.l. und *R. amplexicaulis* L. sowie zwischen *R. parnassifolius* und *R. pyrenaicus* L. bekannt (VUILLE 1987).

## Sektion *Aconitifolii* TUTIN

### 7. *Ranunculus glacialis*<sup>12</sup>

LINNAEUS 1753, Spec. Pl. **1**: 553. – Syn.: *Hecatonia glacialis* (L.) SCHUR 1866, Enum. Pl. Transs., 12; *Oxygraphis vulgaris* FREYN 1887, Flora (Regensburg) **70**: 141; *Beckwithia glacialis* (L.) LÖVE et LÖVE 1956, Acta Hort. Gothob. **20**: 143. – Gletscher-Hahnenfuß. – Tafel 15, Fig. 7; → **Abb. 16**.

**Literatur.** BUCHNER, O., M. STOLL, M. KARADAR, I. KRANNER & G. NEUNER 2015: Application of heat stress in situ demonstrates a protective role of irradiation on photosynthetic performance in alpine plants. *Plant Cell Environm.* **38**: 812–826. – COOPER, E. J. 2004: Out of sight, out of mind: thermal acclimation of root respiration in arctic *Ranunculus*. *Arct. Alp. Res.* **36**: 308–313. – DIEMER, M. 2000: The incidence of herbivory in high-elevation populations of *Ranunculus glacialis*: A re-evaluation of stress-tolerance in alpine environments. *Oikos* **75**: 486–492. – HÖRANDL, E., C. DOBES, J. SUDA, P. VIT, T. URFUS, E. M. TEMSCH, A.C. COSENDAL, J. WAGNER & U. LADINIG 2011: Apomixis is not prevalent in subnival to nival plants of the European Alps. *Annals Bot.* **108**: 381–390. – KELLER, F. & C. KÖRNER 2003: The role of photoperiodism in alpine plant development. *Arct. Antarct. Alp. Res.* **35**: 361–368. –

<sup>12</sup> *glacialis* lat. = an Gletschern vorkommend

LADINIG, U., J. HACKER, G. NEUNER, & J. WAGNER 2013: How endangered is sexual reproduction of high-mountain plants by summer frosts? Frost resistance, frequency of frost events and risk assessment. *Oecologia* **171**: 743–760. – LARCHER, W., J. WAGNER & C. LUTZ 1997: The effect of heat on photosynthesis, dark respiration and cellular ultrastructure of the arctic-alpine psychrophyte *Ranunculus glacialis*. *Photosynthetica* **34**: 219–232. – LAUREAU, C., R. BLIGNY & P. STREB. 2011: The significance of glutathione for photoprotection at contrasting temperatures in the alpine plant species *Soldanella alpina* and *Ranunculus glacialis*. *Physiol. Plant.* **143**: 246–260. – LEINFELLNER, W. 1964: Zur Formenmannigfaltigkeit der Nektarschuppe von *Ranunculus glacialis*. *Österr. Bot. Zeitschr.* **111**: 78–83. – LÜTZ, C. & W. MOSER 1977: Beiträge zur Cytologie hochalpiner Pflanzen: 1. Untersuchungen zur Ultrastruktur von *Ranunculus glacialis* L. *Flora* **116**: 21–34. – LÜTZ, C. 1987: Cytology of high alpine plants 2. Microbody activity in leaves of *Ranunculus glacialis*. *Cytologia* **52**: 679–686. – NAGELMÜLLER, S., E. HILTBRUNNER & C. KÖRNER. 2017: Low temperature limits for root growth in alpine species are set by cell differentiation. *Aob Plants* **9**: 16. – NAGELMÜLLER, S., E. HILTBRUNNER & C. KÖRNER. 2016: Critically low soil temperatures for root growth and root morphology in three alpine plant species. *Alpine Bot.* **126**: 11–21. – NEUNER, G., A. ERLER, U. LADINIG, J. HACKER & J. WAGNER. 2013: Frost resistance of reproductive tissues during various stages of development in high mountain plants. *Physiol. Plant.* **147**: 88–100. – NOGUES, S., G. TCHERKEZ, P. STREB, A. PARDO, F. BAPTIST, R. BLIGNY, J. GHASHGHAIE & G. CORNIC. 2006: Respiratory carbon metabolism in the high mountain plant species *Ranunculus glacialis*. *J. Exp. Bot.* **57**: 3837–3845. – RONIKIER, M., G. M. SCHNEEWEISS & P. SCHÖNSWETTER 2012: The extreme disjunction between Beringia and Europe in *Ranunculus glacialis* s. l. (Ranunculaceae) does not coincide with the deepest genetic split - a story of the importance of temperate mountain ranges in arctic-alpine phylogeography. *Molec. Ecol.* **21**: 5561–5578. – SCHÖNSWETTER, P., A. TRIBSCH, I. STEHLIK & H. NIKLFELD. 2004: Glacial history of high alpine *Ranunculus glacialis* (Ranunculaceae) in the European Alps in a comparative phylogeographical context. *Biol. J. Linn. Soc.* **81**: 183–195. – SCHÖNSWETTER, P., O. PAUN, A. TRIBSCH & H. NIKLFELD. 2003: Colonization of Northern Europe by East Alpine populations of the glacier buttercup *Ranunculus glacialis*. *Molec. Ecol.* **12**: 3373–3381. – STEGNER, M., B. LACKNER, T. SCHAFFERNOLTE, O. BUCHNER, N. N. XIAO, N. GIERLINGER, A. HOLZINGER & G. NEUNER. 2020: Winter nights during summer time: stress physiological response to ice and the facilitation of freezing cytorrhysis by elastic cell wall components in the leaves of a nival species. *Internat. J. Molec. Sci.* **21**: 18. – STREB, P., S. AUBERT, E. GOUT & R. BLIGNY 2003a: Cold- and light-induced changes of metabolite and antioxidant levels in two high mountain plant species *Soldanella alpina* and *Ranunculus glacialis* and a lowland species *Pisum sativum*. *Physiol. Plant.* **118**: 96–104; 2003b: Reversibility of cold- and light-stress tolerance and accompanying changes of metabolite and antioxidant levels in the two high mountain plant species *Soldanella alpina* and *Ranunculus glacialis*. *J. Exper. Bot.* **54**: 405–418. – STREB, R., S. AUBERT & R. BLIGNY 2003: High temperature effects on light sensitivity in the two high mountain plant species *Soldanella alpina* (L.) and *Ranunculus glacialis* (L.). *Plant Biol.* **5**: 432–440. – STREB, P., E. M. JOSSE, E. GALLOUET, F. BAPTIST, M. KUNTZ, & G. CORNIC 2005: Evidence for alternative electron sinks to photosynthetic carbon assimilation in the high mountain plant species *Ranunculus glacialis*. *Plant Cell Environm.* **28**: 1123–1135. – TOTLAND, O. & J. M. ALATALO 2002: Effects of temperature and date of snowmelt on growth, reproduction, and flowering phenology in the arctic/alpine herb *Ranunculus glacialis*. *Oecologia* **133**: 168–175. – WAGNER J., G. STEINACHER & U. LADINIG 2010. *Ranunculus glacialis* L.: successful reproduction at the altitudinal limits of higher plant life. *Protoplasma* **243**: 117–128. – WAGNER, J., M. LECHLEITNER & D. HOSP 2016: Pollen limitation is not the rule in nival plants: A study from the European Central Alps. *Amer. J. Bot.* **103**: 375–387.

Halbrosetten-Rhizomstaude, (4–)10–15(–25) cm hoch. Wurzelstock kurz, gestutzt, knollig verdickt, mit langen, kräftigen Zugwurzeln. Stängel dick, aufrecht oder aufsteigend, 1- bis mehrblütig, kahl, seltener zottig behaart. Grundständige Laubblätter gestielt, fleischig,

dunkelgrün, Spreite 1–5 × 1,5–5,5 cm, bis zum Grund 3-teilig, Abschnitte 2- bis vielteilig, gestielt, mit länglichen, stumpfen bis zugespitzten Zipfeln. Stängelblätter wenige, sitzend oder kurz gestielt, handförmig 3–5-teilig oder -spaltig mit länglichen, lanzettlichen Abschnitten. Blütenstiel kahl oder behaart. Blüten 12–30 mm im Durchmesser. Kelchblätter eiförmig, außen stark dunkel rotbraun behaart, sehr selten kahl, bis zur Fruchtreife bleibend und die Sammelfrucht umhüllend, viel kürzer als die Kronblätter. Kronblätter meist 5, breit verkehrt-eiförmig, kurz benagelt, am Rand nur schwach eingebuchtet, 10–16 mm lang, zuerst weiß, später rosarot bis ganz tiefrot, nach der Blüte bleibend. Nektardrüse mit meist trichterförmiger Nektarschuppe, sehr veränderlich. Torus kugelig, kahl. Sammelfrucht kugelig. Nüsschen 2,5 × 2 mm, kahl, flachgedrückt, glatt, fast dreieckig, gegen den Schnabel hin mit geflügeltem Rand, Schnabel fast gerade, etwa 1,5 mm lang. – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: VII–VIII.

**Standort und Vergesellschaftung.** Selten bis stellenweise häufig als Schuttdecker im ständig von Schmelzwasser berieseltem Felsschutt, an Moränenhalden und in Grusmulden, vereinzelt auch in Felsspalten, auf kalkarmen, sauren und frischen, lockeren, z. T. bewegten Silikatschuttböden; Pionierpflanze z. B. mit *Oxyria digyna*, Ordnungscharakterart der *Androsacetalia alpinae*. Häufig auch auf Kalkschiefer-Schutthalden. In höheren Lagen Pionierpolster bildend. Von (1900–)2000–4000(–4275) m. Als höchststeigende Blütenpflanze der Alpen am Gipfel des Finsteraarhorns bei 4275 m, an der Pointe d’Areu (Savoyen) 4440 m. Am Schreckhorn im Berner Oberland bei 3600 m, am Matterhorn bei 4200 m. Unter 2000 m in den Alpen recht selten, z. B. Jamtal im Paznaun bei 1900 m, am Fuße des Waxegg-Gletschers im Zillertal bei 1900 m. Im Wallis (Simplon) bei 1620 m.



**Abb. 16** | *Ranunculus glacialis*. Foto: F. HADACEK

**Allgemeine Verbreitung.** Als arktisch-alpine Pflanze in der Sierra Nevada, Pyrenäen, Alpen (besonders in den zentralen Teilen), Nordkarpaten (Tatra), Ost- und Südkarpaten (Mt. Rodnei, Mt. Făgăraşului), im nördlichen und arktischen Europa: Norwegen von 60° n. Br. bis Finnmark, in Schweden von Herjedalen bis Lappland; nordöstlich bis zur Kola-Halbinsel (Nordwestrussland), Island, Spitzbergen, Jan Mayen, Färöer, Ostgrönland. In Alaska (Westteil), der Tschuktschen- und Anadyr-Halbinsel durch die sehr nahe verwandte Art *R. chamissonis* SCHLECHT. (= *R. glacialis* L. subsp. *chamissonis* [SCHLECHT.] HULTÉN) ersetzt. Verbreitungskarten: MEUSEL et al. (1965), HULTÉN & FRIES (1986), JALAS & SUOMINEN (1989). Phylogeographische Studien zeigen, dass die Art die Kaltzeiten des Pleistozäns in peripheren Refugien überdauert hat und die Wiederbesiedlung des arktischen Areals von den Ostalpen aus erfolgte (SCHÖNSWETTER et al. 2003, 2004). Die Beringische Region und die Nordatlantische Arktis wurden von zwei unabhängigen genetischen Linien von den Alpen aus postglazial besiedelt (RONIKIER et al. 2012).

**Zonale Arealdiagnose:** (sm-temp)+b//alp-arct·oz<sub>1-2</sub>EUR-OGRÖNL

**Regionale Arealdiagnose:** (baet)+pyr+west-zentralalpisch+carp+boreo- atl//alp+spitzberg-groenl

**Verbreitung im Gebiet.** In Deutschland nur in Bayern, Allgäu: Linkerskopf, 1950–2380 m, am Hornbachjoch, Wilde Gräben – in neuerer Zeit nicht mehr gefunden (Trettach-Spitze). In der Schweiz besonders in den zentralen Alpenketten ziemlich häufig. In Österreich in Tirol, besonders im Silvretta- und Ötztalergebiet, in den Zillertaleralpen. Im Kitzbühler Schiefergebirge nur am Geißstein. In Salzburg: Goldberg, Nassfeld, Lungau. In der Steiermark: Niedere Tauern, besonders im westlichen Teil, Murauer Alpen auf dem Eisenhut. In Kärnten: Tauern, Gurktaler- und Gailtaler-Alpen. In Italien in Südtirol in der Ortler-, Adamello- und Cima d’Asta-Gruppe, Karnische Alpen. in Norditalien selten, Gebiet von Trient westlich, auf dem M. Cadenis. Fehlt in Slowenien.

**Naturschutz und Gefährdung.** Die Populationen von *R. glacialis* sind individuenreich und die Standorte nicht bedroht. Die Art ist deshalb in Österreich, Südtirol und in der Schweiz nicht gefährdet. In gewissen Regionen (z. B. Bayern oder Fürstentum Liechtenstein) ist die Art extrem selten, in Deutschland daher potenziell gefährdet.

**Variabilität.** *Ranunculus glacialis* ist in Bezug auf Blattform, Behaarung, Blütenfarbe und Ausbildung des Nektariums sehr polymorph (vgl. LEINFELLNER 1964). Nach den Blattformen sind zahlreiche Sippen beschrieben worden, denen sicher kein systematischer Wert zukommt. Erwähnt sei neben der var. *holosericeus* GAUDIN 1828, Fl. Helv. 3: 528 (Pflanzen meist kleinwüchsig, Laubblätter mehr oder weniger zottig, spinnwebig behaart); *R. × aconitoides* DC. 1824, Prodr. 1: 30, der mutmaßliche Bastard zwischen *R. glacialis* und *R. aconitifolius*; die Deutung dieser Pflanzen ist jedoch unsicher (HUBER 1988). In einzelnen Gebieten sind über weite Strecken nur Pflanzen mit tauben Früchtchen anzutreffen (vgl. HESS et al. 1970, Fl. Schweiz 2: 72).

**Systematische Stellung und Verwandtschaft.** *Ranunculus glacialis* zeichnet sich durch die bis zur Fruchtreife bleibenden Kelch- und Kronblätter aus. FREYN (1887) stellte die Art auf Grund dieses Merkmals in die von BUNGE (1836: Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg Divers. Savans 2: 556 (1835)) aufgestellte Gattung *Oxygraphis*. Nach BENSON (1940, 1942) gehört *R. glacialis* zur Untergattung *Crymodes* A. GRAY von *Ranunculus*, die keine sehr engen verwandtschaftlichen Beziehungen zur Untergattung *Oxygraphis* (BUNGE) BENSON aufweist. Nach BENSON (1948) ist das gemeinsame Merkmal der bis zur Fruchtreife bleibenden Kelchblätter überbewertet worden. Molekular-phylogenetische Untersuchungen bestätigen keine der früheren Klassifizierungen; Vertreter von *Oxygraphis* und subgen. *Crymodes* (*Beckwithia andersonii*) stellen jeweils eigene Gattungen dar. *Ranunculus glacialis* fällt in die Klade von *R. aconitifolius* (→ Abb. 1). Mit dieser Gruppe teilt *R. glacialis* die trichterförmige Nektarschuppe und das Fehlen einer Stärkeschicht in den Kronblättern, sowie den relativ

ursprünglichen Karyotyp (BALTISBERGER & HÖRANDL 2016). *Ranunculus glacialis* kann mit *R. aconitifolius* zumindest teilweise gekreuzt werden (HUBER 1988).

**Ökophysiologie.** Die Art ist an hochalpine Standorte angepasst und im Tiefland meist nicht oder nur schwer zu kultivieren. Die Art blüht unmittelbar nach der Schneeschmelze, unabhängig von Photoperiode und Temperatur (KELLER & KÖRNER 2003). Bisher wurde nur sexuelle Fortpflanzung nachgewiesen (HÖRANDL et al. 2011). Eine Verlängerung der präfloralen Periode, der Blütezeit und der Samenentwicklung ermöglicht in der subnivalen Zone eine erfolgreiche Fortpflanzung (WAGNER et al. 2010), wobei das reproduktive Gewebe frostresistenter ist als bei alpinen Pflanzen und Eisbildung bis zu einem gewissen Grad toleriert wird (NEUNER et al. 2013, LADINIG et al. 2013). Entgegen landläufigen Annahmen ist keine Pollenlimitierung in der subnivalen Stufe festzustellen (WAGNER et al. 2016). – Die möglichen physiologischen Anpassungen an hohe Lichtintensität und niedrige Temperaturen in Hochlagen sind Gegenstand zahlreicher physiologischer Untersuchungen. Die vegetativen Pflanzenteile sind frosttolerant und können auch nach Eisbildung die Photosynthese aufnehmen (STEGNER et al. 2020). Das Wachstum der Wurzeln ist unter kalten Bedingungen reduziert, jedoch immer noch ausreichend, um in alpinen Klimaten ein normales Wurzelsystem zu entwickeln (NAGELMÜLLER et al. 2016, 2017). Die Art reagiert empfindlich auf Hitze (LARCHER et al. 1997) und wird bei erhöhten Temperaturen (22°) empfindlich gegen licht-induzierten oxidativen Stress (STREB et al. 2003a, b, c, NOGUES et al. 2006). Bei erhöhten Temperaturen und geringer Lichtintensität wird ein spezifisches Photosynthese-Enzym, das vermutlich als „Elektronenfänger“ bei hoher Lichtintensität in Hochlagen wirkt, verloren (STREB et al. 2005). Anders als andere alpine Pflanzen zeigt die Art bei erhöhten Temperaturen eine geringe phänotypische Plastizität hinsichtlich Wachstum und Reproduktion, was möglicherweise auf eine geringe Konkurrenzfähigkeit hinweist (TOTLAND & ALATALO 2002). Eine geringe Anpassungsfähigkeit an Temperaturerhöhungen wurde auch bei arktischen Populationen festgestellt (COOPER 2004). Die unter Wärmestress verminderte Photosyntheseleistung kann sich jedoch unter natürlichen Lichtbedingungen in den Alpen wieder erholen (BUCHNER et al. 2015).

**Volksnamen.** Die Art wird wegen des etwas scharfen Geschmackes als *Gamskress* (Gemsenkresse) (Tirol) bezeichnet, ferner als *Steinbockskraut* (Kt. Bern, Wallis) sowie als *Ribiol*, *Tribiol*, *Riwidol* (Osttirol).

## 8. *Ranunculus aconitifolius*<sup>13</sup>

LINNAEUS 1753, Spec. Pl. **1**: 551. – *Eisenhutblättriger Hahnenfuß*. – Taf. 4, Fig. 33, 15, Fig. 2; → **Abb. 17**.

**Literatur.** DAHNKE, W. 1966: Der sturmhutblättrige Hahnenfuß (*Ranunculus aconitifolius* L.) in Mecklenburg? Arch. Freunde Naturgesch. Mecklenb. **10**: 115–117. – LAZAREVIC, P. & B. ZLATKOVIC 2018: *Ranunculus aconitifolius* L. (Ranunculaceae), a taxon new for the flora of Serbia. Bot. Serbica **42**: 147–151. – SCHUMACHER, A. 1964: Vom sturmhutblättrigen Hahnenfuß (*Ranunculus aconitifolius* L.) im Ebbegebirge. Veröff. Naturwiss. Vereinigung Lüdenscheid **6**: 3–9. – SEITZ, W. 1972: Beitrag zur Zytotaxonomie von *Ranunculus platanifolius* L. und *R. aconitifolius* L. Beitr. Biol. Pfl. **48**: 255–264. – TRALAU, H. 1958: Studie über den arktisch-alpinen *Ranunculus platanifolius* L. und den alpinen *Ranunculus aconitifolius* L. Beitr. Biol. Pfl. **34**: 479–507.

<sup>13</sup> *aconitifolius* lat., wegen der Ähnlichkeit der Laubblätter mit denen von *Aconitum*-Arten.

Halbrosetten-Rhizomstauden, 10–120 cm hoch. Wurzelstock kurz, kräftig. Stängel aufrecht mit stark spreizenden Ästen. Grundständige Blätter lang gestielt, Spreite 3–10 × 3,5–16 cm, handförmig 3–5(–7)-teilig, zerstreut behaart oder kahl, mit rhombischen, gezähnten Blattabschnitten, bis auf den Grund geteilt, der mittlere Blattabschnitt immer frei und am Grund stielartig verschmälert. Stängelblätter den Grundblättern gleichend, die obersten sitzend. Blütenstiele 1- bis 3-mal so lang wie die zugehörigen Stängelblätter, unterhalb der Blüte kraus anliegend behaart, Haare kürzer als 1 mm. Blüten 10–30 mm im Durchmesser. Kelchblätter eiförmig, außen meist rötlich überlaufen, behaart. Kronblätter eiförmig, vorn abgerundet oder etwas eingebuchtet, 8–12 mm lang, weiß, an der Basis mit trichterförmiger Nektarschuppe. Torus behaart. Sammelfrucht kugelig. Nüsschen 2,5–4 × 2–3 mm, seitlich gewölbt, gekielt, netzadrig, kahl. Schnabel 0,5–1 mm, gebogen. – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: V–VII.

**Standort und Vergesellschaftung.** Zerstreut in montanen oder subalpinen staudenreichen Wäldern, vor allem an Bächen und Quellen, auch in offenen, quelligen Staudenwiesen und Weiden oft große Bestände bildend, auf sickernassen (feuchten), nährstoffreichen, sauren bis basischen, humosen, sandigen oder reinen Lehm- und Tonböden, über silikat- und kalkreicher Unterlage, in feuchtkühler Klimalage, Licht- und Halbschattenpflanze, in Hochlagen in feuchten Adenostylion-, auch Salicion-herbaceae-Gesellschaften sowie in *Rumex alpinus*-Beständen, in tiefen Lagen Charakterart des Chaerophyllo-Ranunculetum (Calthion), auch im Saum montaner Alno-Ulmion-Gesellschaften. Von der montanen bis in die subalpine Stufe, seltener alpin und kollin. Steigt im Schwarzwald bis 200 m herab. In Graubünden (Mattlishorn) aufwärts bis 2350 m.



Abb. 17 | *Ranunculus aconitifolius*.  
Foto: M. BALTISBERGER

**Allgemeine Verbreitung.** Süd-mitteleuropäische Gebirgspflanze: Spanische und französische Gebirge (Nordspanien und Sierra de Guadarrama), Jura, Alpen, Nordapennin, isoliert in Bosnien (Vranica-Planina bei Prokoske) und in Serbien (Mt. Zeljin; LAZAREVIC & ZLATKOVIC 2018); Mittelgebirge von Westfalen bis Böhmen. Auf den Britischen Inseln und in Island eingeschleppt. Verbreitungskarten: TRALAU (1958), MEUSEL et al. (1965), BRESINSKY (1965), HUBER (1988), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Zonale Arealdiagnose:** sm-temp//mo-salp·oz<sub>1-2</sub>EUR

**Regionale Arealdiagnose:** nordiber+nordapp+(illyr)+alpisch+südsuatl-südherc//mo-salp

**Verbreitung im Gebiet.** In Frankreich: Vogesen. Im westlichen Deutschland selten z. B. bei Trier. Sonst im südwestfälischen Bergland (Ebbegebirge und Umgebung), im Schwarzwald. In Bayern in den Alpen und im gesamten Alpenvorland mit einer mehr oder weniger starken Auflockerung im mittleren Bereich (SCHÖNFELDER & BRESINSKY 1990) und auf der bayerischen Hochebene bis in die Höhe von München nicht sehr selten. Im Bayerischen Wald (Dreisessel). Zerstreut in Hessen. Als Neophyt selten in Mecklenburg-Vorpommern. In der Schweiz in den Alpen verbreitet, im Mittelland selten. In Österreich über das Alpengebiet von Vorarlberg bis Kärnten, Karnische Alpen (Friaul) sowie Ober- und Niederösterreich verbreitet. In Slowenien in den Ostkarawanken und Julischen Alpen. In Tschechien in den böhmischen Randgebirgen (Böhmerwald [Šumava], Erzgebirge [Rudohoří], Riesengebirge [Krkonoše], Adlergebirge, Glatzer Gebirge); Mähren: Gesenke, Beskiden.

**Naturschutz und Gefährdung.** Die Populationen von *R. aconitifolius* sind individuenreich und die Standorte kaum bedroht. Die Art ist deshalb nicht gefährdet.

**Variabilität.** *Ranunculus aconitifolius* variiert besonders in der Größe (Zwergformen in der alpinen Stufe), der Anzahl der Stängelverzweigungen und Blüten und in der Blattbehaarung. Den beschriebenen Sippen kommt kein systematischer Wert zu.

**Volksnamen.** Weißer Hah'fuß (Schönbüch/Schwarzwald) Fiderische, Fideritsch (Kt. Bern), Fidris (Kt. St. Gallen), Hernskablumen (der Saft soll verhüten, dass bei Stichen von Hornissen usw. der Körperteil anschwillt) (Riesengebirge), Schwalbenkraut, Schwaolmawurzel (als Frühlingspflanze?) (Riesengebirge), Garschine(n) (Langwies/Graubünden).

## 9. *Ranunculus platanifolius*<sup>14</sup>

LINNAEUS 1767, Mantissa 79. – Syn.: *R. aconitifolius* L. var. *platanifolius* (L.) DC. 1817, Syst. Nat. **1**: 241; *R. aconitifolius* L. subsp. *platanifolius* (L.) RIKLI 1905 in SCHINZ et KELLER, Fl. Schweiz, ed. 2, **2**: 80; *R. aconitifolius* L. var. *altior* W.D.J. KOCH 1843, Synop. Fl. Germ. ed. 2, 15. – Platanenblättriger Hahnenfuß. – Taf. 6, Fig. 48; → **Abb. 18**.

**Literatur** s. *R. aconitifolius*. – BRUELHEIDE, H. 2000: Population dynamics of endangered species in a transplanted montane meadow. Folia Geobot. **35**: 179–189. – STACHURSKA-SWAKON, A., E. CIESLAK & M. RONIQUIER 2013: Phylogeography of a subalpine tall-herb *Ranunculus platanifolius* (Ranunculaceae) reveals two main genetic lineages in the European mountains. Bot. J. Linnean Soc. **171**: 413–428.

Pflanze ausdauernd, 20–120 cm hoch. Wurzelstock kurz, kräftig. Stängel aufrecht mit fast parallel laufenden Ästen. Grundständige Blätter lang gestielt, Spreite 8–10 × 14–16 cm, handförmig 5–7-teilig, zerstreut behaart bis kahl, mit lanzettlichen Blattabschnitten, der mittlere Blattabschnitt an der Basis 3–10 mm breit, nicht gestielt. Stängelblätter den Grundblättern gleichend, die obersten sitzend. Blütenstiele meist 3–5-mal so lang wie die zugehörigen Stängelblätter, kahl oder selten mit 1–2 mm langen Haaren. Blüten 10–30 mm im Durchmesser. Kelchblätter eiförmig, kahl oder

<sup>14</sup> *platanifolius* lat., wegen der Ähnlichkeit der Blätter mit denen der Platane.

außen locker behaart. Kronblätter eiförmig, vorn abgerundet oder etwas eingebuchtet, 10–13 mm lang, weiß, an der Basis mit trichterförmiger Nektarschuppe, wobei der Rand des Trichters ungleichförmig ist. Torus behaart. Sammelfrucht kugelig. Nüsschen  $2,5-4 \times 2-3$  mm, seitlich gewölbt, gekielt, netzaderig, kahl. Schnabel 1–1,5 mm lang, gebogen bis eingerollt (Taf. 6, Fig. 48). – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: VI–VII.

**Standort und Vergesellschaftung.** Zerstreut im subalpinen oder montanen Hochstauden-Gebüsch, in Hochgrasfluren oder Schluchtwäldern, auf sickerfrischen, nährstoffreichen, neutralen bis sauren,



humosen, lockeren, oft steinigen Böden, über silikat- und/oder kalkreicher Unterlage, Halbschattenpflanze vor allem im Alnetum viridis (Adenostylien) oder Sorbo-Calamagrostietum (Calamagrostion), Betulo-Adenostyletea-Charakterart, in tiefen Lagen als Differentialart im Acerifagion und Tilio-Acerion, auch im Berberidion. In den Alpen im Unter-Engadin (Val Sesvenna) bis 2050 m.

**Abb. 18** | *Ranunculus platanifolius*. Foto: M. BALTISBERGER

**Allgemeine Verbreitung.** Südeuropäische, mitteleuropäische und süd-mittelskandinavische Gebirge bis gegen  $66^\circ$  n. Br., ein ganz isoliertes Vorkommen in der westlichen Finnmark (Söroya bei  $70^\circ$  n. Br., Norwegen), Westschweden. Im zentralen und südlichen Europa, von Belgien im Südwesten bis Mittelspanien. Im Süden: Alpenrand, ligurischer und etruskischer Apennin, bis  $42^\circ$  n. Br., Korsika, Sardinien. Im Südosten: Ost- und Südkarpaten (Bihor-Gebirge), Slowenien, Balkanhalbinsel (besonders zentrale und westliche Gebirge bis Griechenland). Im Osten: Tschechische Republik, Slowakei, Karpaten bis Ukraine (Waldkarpaten). Verbreitungskarten: BRESINSKY (1965), MEUSEL et al. (1965), TRALAU (1958, 1962), HUBER (1988), HULTÉN & FRIES (1986), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Zonale Arealdiagnose:** sm/mo-temp/demo·oz<sub>1-(2)</sub>EUR

**Regionale Arealdiagnose:**

west-zentralsubmed-balc-carp//mo-südsubatl-herc-polon+zentralnorv//demo

**Verbreitung im Gebiet.** In Südostfrankreich: Mosel- und Maas-Gebiet, Vogesen. In Deutschland im südwestfälischen Bergland; Sauerland (Rothaargebirge sowie im hessischen Waldecker Upland); in den höheren Lagen des Harzes und der südöstlichen Vorberge. In Sachsen im ganzen oberen Erzgebirge verbreitet, Ausläufer des Areals bis nach Tharandt bei Dresden. Verbreitet in der Oberpfalz und im Bayerischen Wald. Nördlich der Donau bis zur Rhön, Thüringer Wald sowie Schwäb.-Fränkische Alb, Baar, Schwarzwald. Südlich der Donau mit Ausnahme der Alpen in Bayern kein Vorkommen. In der Schweiz in den Alpen. Im Jura nicht häufig. In Tschechien und in der Slowakei in der montanen und subalpinen Stufe verbreitet. In Österreich in den Alpen und Voralpen verbreitet, fehlt im Burgenland. Auch in Friaul und Slowenien vertreten, in Südwestpolen in den Sudeten. Die Art umfasst zwei genetische Linien, deren geographische Trennlinie innerhalb der Karpaten verläuft (STACHURSKA-SWAKON et al. 2013).

**Naturschutz und Gefährdung.** Die Populationen von *R. platanifolius* sind individuenreich und die Standorte kaum bedroht. Die Art ist deshalb nicht gefährdet.

**Variabilität.** *R. platanifolius* ist weniger variabel als *R. aconitifolius* (Abweichungen bezüglich Größe, Blütenzahl, Behaarung). Morphologisch lässt sich *R. platanifolius* (vergl. TRALAU 1958) von der Schwestersippe *R. aconitifolius* am sichersten nach der Blatteilung trennen, da die Behaarung bzw. Kahlheit der Blütenstiele allein kein absolut zuverlässiges Merkmal ist, zumal behaarte Blütenstiele zur Fruchtzeit verkahlen können. Die bei *R. platanifolius* gelegentlich auftretenden Haare an den Blütenstielen unterscheiden sich jedoch durch ihre Länge von jenen bei *R. aconitifolius* (HUBER 1988).

**Karyologie, Hybriden.** Entgegen früheren Angaben, bei denen für *R. aconitifolius* und *R. platanifolius* die Chromosomenzahl  $2n = 14$  genannt wurde, erwiesen sich in neueren Untersuchungen an Pflanzen verschiedenster Herkunft beide Arten als einheitlich diploid mit  $2n = 16$  (HUBER 1988, BALTISBERGER & HÖRANDL 2016). Ihre Karyogramme unterscheiden sich geringfügig voneinander, wobei *R. aconitifolius* wahrscheinlich durch eine Chromosomentranslokation aus *R. platanifolius* entstanden ist (SEITZ 1972). Die beiden Arten kommen in der Natur nicht selten zusammen vor und bilden Bastarde, die durch fließende Übergänge (Introgressionen) mit den Eltern verbunden sein können (HUBER 1988). Experimentelle  $F_1$ -Bastarde zeigen größtenteils sterile Pollenkörner und einen stark reduzierten Früchtchenansatz, was auf eine unvollständige genetische Barriere zwischen den beiden Arten hinweist. Sowohl von *R. aconitifolius* als auch *R. platanifolius* sind auch natürliche Bastarde mit dem morphologisch sehr verschiedenen, aber verwandten *R. kuepferi* bekannt (s. Nr. 11).

## 10. *Ranunculus seguieri*<sup>15</sup>

VILLARS 1779, Prosp. Pl. Dauph., 50. – Syn.: *R. columnae* ALLIONI 1785, Fl. Ped. 2: 50. – Seguiers Hahnenfuß. – Taf. 7, Fig. 55; → **Abb. 19, 20.**

**Literatur.** BALTISBERGER, M., 1992: Botanische Notizen und zytologische Untersuchungen an einigen Pflanzen (insbesondere aus den Gattungen *Ranunculus* und *Achillea*) aus dem albanisch-jugoslawischen Grenzgebiet (Korab, Sar Planina). Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 58: 192–211. – BALTISBERGER, M. & M. MÜLLER 1981: Comparative cytotaxonomical studies in *Ranunculus seguieri* and the *Ranunculus alpestris* group. Plant Syst. Evol. 138: 47–60. – FENAROLI, L. 1928: Seconda nota

<sup>15</sup> *seguieri* = benannt nach dem französischen Botaniker JEAN-FRANÇOIS SEGUIER (1703–1784), Verfasser der „Bibliotheca botanica“ und „Plantae veronenses“.

sul „*Ranunculus Seguieri*“ VILL. var. „*cardinensis*“ FEN. Nuov. Giorn. Bot. Ital. **35**: 536–539. – HUBER, W. 1989b: *Ranunculus seguieri* VILL. im Kantabrischen Gebirge. Ber. Geobot. Inst. ETH., Stiftung Rübel, Zürich **55**: 237–245. – PAMPANINI, R. 1928a: Il „*Ranunculus Seguieri*“ VILL. Nuov. Giorn. Bot. Ital. **35**: 214–224; 1928b: A proposito della pretesa var. „*cardinensis*“ FENAROLI del „*Ranunculus Seguieri*“ VILL. Nuov. Giorn. Bot. Ital. **35**: 567–575. – RICHARD, J. L. 1985: Observations sur la sociologie et l'écologie de *Ranunculus seguieri* VILL. dans le Jura Genevois et les Alpes de Brienz. Bot. Helv. **95**: 25–31. – RIVAS-MARTÍNEZ, S., J. IZLO & M. COSTA 1971: Sobre la flora y la vegetación del macizo de Peña Ubiña. Trab. Dep. Bot. Fisiol. Veg. **3**: 47–123.

**Pflanze** ausdauernd, 3–15 (–25) cm hoch. Wurzelstock kurz. Blätter und Stängel weißzottig behaart, später verkahlend. **Stängel** aufrecht bis bogig aufsteigend, gelegentlich in der untersten Blattachsel sprossbürtige Wurzeln treibend, einblütig oder verzweigt und bis 10-blütig. Grundständige **Blätter** breit scheidig gestielt, Spreite 1,5–3 × 1,8–4 cm, bis auf den Grund 3–5-teilig. Abschnitte nochmals 2–3-teilig, gezähnt, zugespitzt. **Stängelblätter** oft rosettenartig gehäuft, den Grundblättern ähnlich, kleiner und kürzer gestielt, gelegentlich ungeteilt. **Blüten** (1,5–)2–2,5(–3) cm im Durchmesser. **Kelchblätter** eiförmig, kahl oder zerstreut behaart, viel kürzer als die Kronblätter, außen meist rötlich überlaufen. **Kronblätter** 5 oder mehr, breit-eiförmig, abgerundet oder etwas ausgerandet, 7–12 mm lang, weiß, an der Basis mit trichterförmiger Nektarschuppe, wobei der Rand des Trichters ungleichförmig ist. **Torus** behaart. **Sammelfrucht** kugelig. **Nüsschen** wenig zahlreich, 3,5–5 × 3–4 mm, seitlich gewölbt, unberandet, geadert, kahl oder mit einzelnen Haaren. **Schnabel** 1–2 mm lang, dünn, meist anliegend (Taf. 7, Fig. 55; → **Abb. 19 b, c**). – **Chromosomenzahl**:  $2n = 16$ . – **Blütezeit**: VI–VII.

**Standort und Vergesellschaftung.** Selten und zerstreut auf feuchtem, kalkhaltigem Felsschutt, meist in steilen, beweglichen Halden, selten in Felsspalten, in der subalpinen bis alpinen Stufe von etwa 1800 bis 2400 m. Kalkstet. Im Cadore (Rif. Nuvolau) bis 2570 m.

**Allgemeine Verbreitung.** Südwest- und Westalpen (Mt. Ventoux, Dauphiné bis Provence, Seealpen), Mittelschweiz (isoliertes Vorkommen in der Brienzer Rothorn-Kette), südliche Kalkalpen bis südöstliche Alpen (Judikarien, Südtirol, Cadore, Kärnten [Karawanken]) und Slowenien. Außerhalb der Alpen im südlichen Jura (Reculet), im Zentralapennin und im Kantabrischen Gebirge. In Montenegro und im mazedonisch-serbischen Grenzgebiet durch die subsp. *montenegrinus* (HALÁCSY) TUTIN vertreten. Verbreitungskarten: MEUSEL et al. (1965), HUBER (1988), JALAS & SUOMINEN (1989).

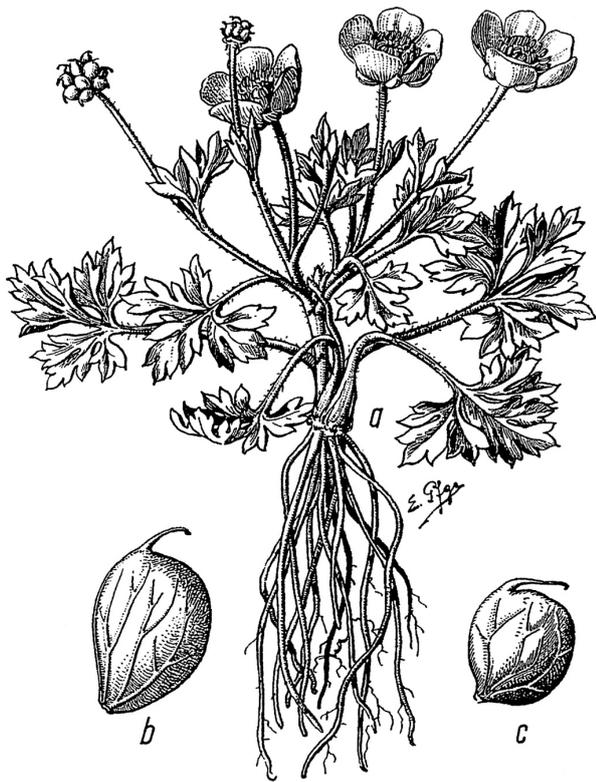
**Zonale Arealdiagnose:** sm-(temp)//alp·oz<sub>(1)</sub>-2EUR

**Regionale Arealdiagnose:** cantab+zentralalp+südostillyr+westalpmisch-(zentralhelv)+carn//alp

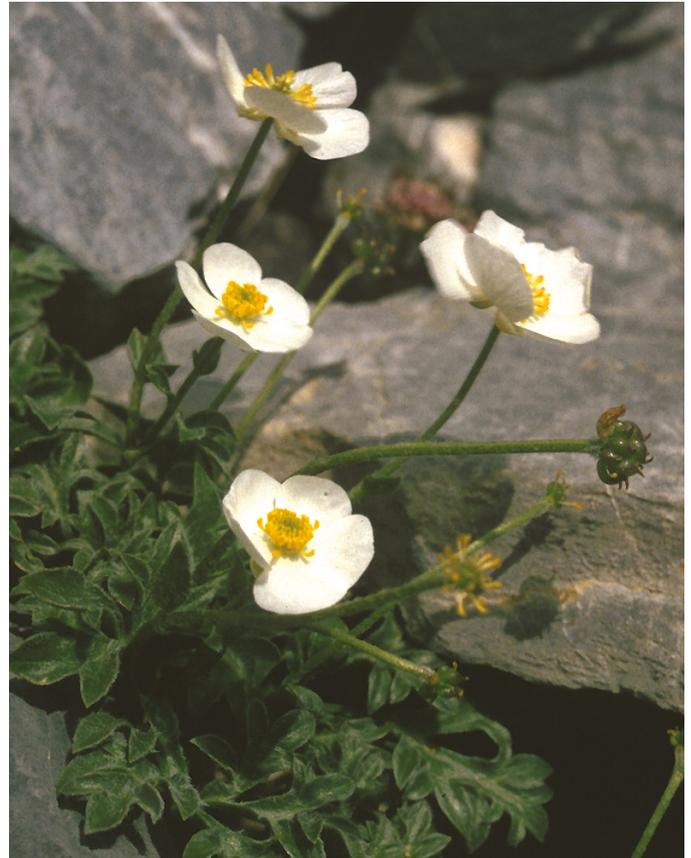
**Verbreitung im Gebiet.** Fehlt in Deutschland vollkommen. In der Schweiz einzig am Südgrat und Gipfel (2208 m) des Giebel in der Brienzer Rothorn-Kette auf Berner und Obwaldner Gebiet und am Arnifirst (auch Hohe Gumme genannt) auf der Berner Seite bis etwa 250 m tiefer als der Gipfel. In Österreich sehr zerstreut und selten in Osttirol: Lienzer Dolomiten (Kerschbaumeralp, Tristacher Alp), Kärnten: Hochstadl und Lumkofel, Karawanken: Mittagskogel, Bärental, und Oberösterreich: Kleiner Priel (ob einheimisch?). In Italien in den Südalpen: Judikarien: M. Spinale, M. Röla, im Val Daone und Alpe Magiassone im Val Daone, 1800–2000 m, Casteli Camozzi bei Stenico, M. Tremalzo, M. Tombéa, M. Bondone, Dosso d'Abramo. In den Dolomiten: Pragser Alpen (Buchenstein und Coldi Lana); Drei Zinnen, Hänge unterhalb Rif. Auronzo. Cadore: Val de Boite: Ampezzo, Cinque Torri, M. Nuvolau, P. di Falzarego. Prov. Bozen: Schlernmassiv, Rosszähne, Rotherd, Tierseralp, Grödnerjoch, am Fuß des Plattkofels, Sellajoch, Rosengarten, Reiterjoch, Langkofel. Fassa Durontal. Prov. Trento: Am Davoi, am Monzoni, südlich Pellegrino, M. Viezzana, Panveggio (im Tal Travignolo), Primör: Alpe Posse

oberhalb S. Martino im Val Cison, Val di Pradidali; Passo Padon. Prov. Udine: M. Tragonia. In Slowenien nur aus den Karawanken bekannt: Am Vajnež beim Stol und Begunjšica.

**Naturschutz und Gefährdung.** Die Standorte von *R. seguieri* sind in Österreich potenziell gefährdet, in Südtirol nicht gefährdet. Die Art ist aber nördlich der Alpen sehr selten (Reulet im französischen Jura und Arnifirst, Brienzer Rothorn-Kette, Schweiz). Da *R. seguieri* in der Schweiz nur an dieser einen Stelle vorkommt, wird die Art in der Roten Liste der Schweiz als verletzlich aufgeführt.



**Abb. 19** | *Ranunculus seguieri*: a Habitus:  
b, c Früchtchen



**Abb. 20** | *Ranunculus seguieri*. Foto: F. HADACEK

**Variabilität, systematische Gliederung, Hybriden.** *Ranunculus seguieri* variiert bezüglich Größe, Blatteilung und Behaarung, wobei die Merkmale meist regional verschieden sind. Pflanzen aus den Südwestalpen, den Nordalpen und dem Jura sind im allgemeinen größer, stärker behaart und haben weniger fein geteilte Blätter als Pflanzen aus den südöstlichen Alpen und dem Apennin; Pflanzen aus dem Kantabrischen Gebirge sind relativ klein und bezüglich Behaarung und Blatteilung intermediär (HUBER 1989 b). Den als infraspezifische Taxa beschriebenen Formen (vgl. FENAROLI 1928, PAMPANINI 1928 a, b, RIVAS-MARTÍNEZ et al. 1971) ist kaum ein systematischer Wert beizumessen. Hingegen unterscheidet sich *R. seguieri* VILL. subsp. *montenegrinus* (HALÁCSY) TUTIN (1964, Feddes Repert. **69**: 55 = *R. montenegrinus* [HALÁCSY] LINDTNER [1937, Bull. Soc. Sci. Skoplje **18**: 128]) aus Montenegro und dem mazedonisch-serbischen Grenzgebiet aufgrund der wenig geteilten Blätter und polyploiden ( $2n = 32, 40$ ) Chromosomenzahlen (vgl. BALTISBERGER 1992). Von wenigen Stellen in den Alpen sind Bastarde zwischen *R. seguieri* einerseits und *R. kuepferi* oder *R. parnassifolius* andererseits bekannt (s. dort).

## 11. *Ranunculus kuepferi*<sup>16</sup>

GREUTER et BURDET, 1987, *Willdenowia* **16**: 452. – Syn.: *R. plantagineus* subsp. *occidentalis* KÜPFER 1974, *Boissiera* **23**: 171. – *R. plantagineus* ALLIONI 1785, *Fl. Pedem.* **2**: 48; *R. pyrenaicus* L. subsp. *plantagineus* (ALLIONI) ROUY et FOUCAUD 1893, *Fl. France* **1**: 80. – K ü p f e r s H a h n e n f u ß . – Tafel 15, Fig. 6; → **Abb. 21**.

**Literatur.** BURNIER J., S. BUERKI, N. ARRIGO, P. KÜPFER & N. ALVAREZ 2009: Genetic structure and evolution of alpine polyploid complexes: *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae) as a case study. *Mol. Ecol.* **18**: 3730–3744. – COSENDAL, A.-C. & E. HÖRANDL 2010: Cytotype stability, facultative apomixis and geographical parthenogenesis in *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). *Ann. Bot.* **105**: 457–470. – COSENDAL, A.-C., J. RODEWALD, E. HÖRANDL 2011: Origin and evolution of apomixis via auto-polyploidy in the alpine plant species *Ranunculus kuepferi*. *Taxon* **60**: 355–364. – COSENDAL, A.-C., J. WAGNER, U. LADINIG, C. ROSCHE & E. HÖRANDL 2013: Geographical parthenogenesis and population genetic structure in the alpine species *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). *Heredity* **110**: 560–569. – HÖRANDL, E., A.-C., COSENDAL & E. TEMSCH 2008: Understanding the geographic distributions of apomictic plants: a case for a pluralistic approach. *Plant Ecol. Divers.* **1**: 309–320. – HUBER, W. 1985: Neue Chromosomenzahlen bei *Ranunculus plantagineus* All. (Artengruppe des *R. pyrenaicus* L.) *Bot. Helv.* **95**: 19–24. – HUBER, W. 1989a: *Ranunculus kuepferi* GREUTER et BURDET in Korsika (Gruppe *R. pyrenaicus* L.). *Candollea* **44**: 630–637. – HUBER, W. 1990: Eine neue Ploidiestufe von *Ranunculus kuepferi* × *R. platanifolius* aus Korsika. *Candollea* **45**: 337–340. – KIRCHHEIMER, B., J. WESSELY, G. GATTRINGER, K. HÜLBER, D. MOSER, C. C. F. SCHINKEL, M. APPELHANS, S. KLATT, M. CACCIANIGA, A. S. DELLINGER, A. GUISAN, M. KUTTNER, J. LENOIR, L. MAIORANO, D. NIETO-LUGILDE, C. PLUTZAR, J. C. SVENNING, W. WILLNER, E. HÖRANDL & S. DULLINGER. 2018: Reconstructing geographical parthenogenesis: effects of niche differentiation and reproductive mode on Holocene range expansion of an alpine plant. *Ecol. Letters* **21**: 392–401. <http://dx.doi.org/10.1111/ele.12908>. – KIRCHHEIMER, B., C. C. F. SCHINKEL, A. S. DELLINGER, S. KLATT, D. MOSER, M. WINKLER, J. LENOIR, M. CACCIANIGA, A. GUISAN, D. NIETO-LUGILDE, J. C. SVENNING, W. THUILLER, P. VITTOZ, W. WILLNER, N. E. ZIMMERMANN, E. HÖRANDL & S. DULLINGER 2016: A matter of scale: Apparent niche differentiation of diploid and tetraploid plants may depend on extent and grain of analysis. *J. Biogeogr.* **43**: 716–726. – KLATT, S., C. C. F. SCHINKEL, B. KIRCHHEIMER, S. DULLINGER & E. HÖRANDL 2018: Effects of cold treatments on fitness and mode of reproduction in the diploid and polyploid alpine plant *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). *Ann. Bot.* **121**: 1287–1298. – SCHINKEL, C. C. F., B. KIRCHHEIMER, A. S. DELLINGER, S. KLATT, M. WINKLER, S. DULLINGER & E. HÖRANDL 2016: Correlations of polyploidy and apomixis with elevation and associated environmental gradients in an alpine plant. *AoB Plants* **10**. [doi:10.1093/aobpla/plw064](https://doi.org/10.1093/aobpla/plw064). – SCHINKEL, C. C. F., B. KIRCHHEIMER, S. DULLINGER, D. GEELLEN, N. DE STORME & E. HÖRANDL 2017: Pathways to polyploidy: indications of a female triploid bridge in the alpine species *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). *Plant Syst. Evol.* **303**: 1093–1108. – SCHINKEL, C. C. F., E. SYNGELAKI, B. KIRCHHEIMER, S. DULLINGER, S. KLATT & E. HÖRANDL 2020: Epigenetic patterns and geographical parthenogenesis in the alpine plant species *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). *Int. J. Mol. Sci.* **21**: 3318. [doi:10.3390/ijms21093318](https://doi.org/10.3390/ijms21093318). – SYNGELAKI, E., C. C. F. SCHINKEL, S. KLATT & E. HÖRANDL 2020a: Effects of temperature treatments on cytosine-methylation profiles of diploid and autotetraploid plants of the alpine species *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). *Front. Plant Sci.* **11**: 435. [doi: 10.3389/fpls.2020.00435](https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00435). – SYNGELAKI, E., M. DAUBERT, S. KLATT & E. HÖRANDL 2020b:

<sup>16</sup> *kuepferi* = benannt nach dem Schweizer Botaniker Phillipe KÜPFER, Neuenburg/Schweiz, der sich cytologisch mit der Artengruppe von *Ranunculus pyrenaicus* – zu der früher diese Art gerechnet wurde - beschäftigt hat.

Phenotypic responses, reproduction mode and epigenetic patterns under temperature treatments in the alpine plant species *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). *Biology* **9**: 315; [doi:10.3390/biology9100315](https://doi.org/10.3390/biology9100315). – SYNGELAKI, E., C. PAETZOLD & E. HÖRANDL 2021: Gene expression profiles suggest a better cold acclimation of polyploids in the alpine species *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). *Genes* **2021**, **12**: 1818. [Doi:10.3390/genes12111818](https://doi.org/10.3390/genes12111818).

Pflanze ausdauernd, (5–) 10–15 (–40) cm hoch. Wurzelstock kurz, von einem Schopf zerfaserter Blattreste (Scheiden) umgeben. Stängel aufrecht, einfach und 1-blütig oder verzweigt und dann 2–10-blütig. Grundständige Blätter schmal lanzettlich, grasartig, ganzrandig, parallelnervig, meist kahl, 3–15 mm breit, allmählich in den am Grund scheidigen Stiel verschmälert, etwas bläulichgrün. Stängelblätter 1 (selten fehlend) oder mehrere, den Grundblättern ähnlich, nur kleiner, am Grund den Stängel teilweise umfassend. Blütenstiele wollig behaart. Blüten meist 20–30 mm im Durchmesser. Kelchblätter schmal eiförmig, am Rand bewimpert oder kahl, viel kürzer als die breit eiförmigen, abgerundeten, rein weißen Kronblätter, manchmal weniger als 5 ausgebildet oder ganz fehlend. Torus behaart. Nüsschen etwa 3 × 2 mm, bauchig, undeutlich gekielt, kahl. Schnabel kurz, gebogen. Chromosomenzahl: 2n = 16, 24, 32, 40. – Blütezeit: V–VII.

**Standort und Vergesellschaftung.** Selten und zerstreut auf frischen Alpweiden, Rasen und schwach gedüngten Wiesen, auf humosen, sauren bis schwach basischen, lange vom Schmelzwasser durchrieselten Böden über kalkarmer und kalkreicher Unterlage, in den Dolomiten auch über Dolomit. Caricion curvulae-Charakterart, von 1660 m bis etwa 3000 m. Im Wallis am Westrand des Bannwaldes oberhalb Bürschen bei 1660 m bis 1670 m, Oberrothorn bei Zermatt 3050 m.

**Allgemeine Verbreitung.** Alpen (von den Seealpen bis zu den Gurktaler Alpen, vor allem in den zentralen Massiven, seltener in den Nord- und Südalpen), Korsika, Monte Cusna im Nord-Appennin (ALESSANDRINI & BRANCHETTI 1997: Flora Reggiana). Verbreitungskarten: MEUSEL et al. (1965), KÜPFER (1974), HUBER (1988, 1989a [Korsika]), JALAS & SUOMINEN (1989), COSENDAI et al. (2010).

**Zonale Arealdiagnose:** sm-temp//alp·oz<sub>2</sub>EUR

**Regionale Arealdiagnose:** cors+nordapp+west-zentralalpisch//alp

**Verbreitung im Gebiet.** Fehlt in Deutschland und in Slowenien vollkommen. In Österreich in Mittel- und Westtirol. In Westkärnten ziemlich verbreitet. Tirol: Lechtaler Alpen: St. Anton am Arlberg, Kapall; Ötztaler Alpen: Fasultal, Schmalzkopf bei Nauders; Windeck am Timmelsjoch; Kaunertal; Grieskogel bei Sölden, Vent, Hochjoch- und Vernagtferner. Umgebung von Innsbruck: Tuxer Alpen: Rosenjoch; Navis, am Übergang ins Voldertal; Schmirn. In Osttirol: Innervillgraten, Johanneshütte am Venediger. Bockstein bei Anras;



**Abb. 21** | *Ranunculus kuepferi*.  
Foto: M. BALTISBERGER

Virgen; Bergeralpe; Defereggien; Rottenkogel, Kals. In den Lienzer Alpen: Böses Weibele, Leibnigeralpe und Zettlersfeld, Kerschbaumeralpe; Grahorn im Drassnitztal; in Kärnten: Lesachtaler Alpen, Morösenspitze in Mallnitz, Sadnig, Großfragant, Scheideck, Großglockner (Fallbichl, Glocknerhaus); Kreuzeckgruppe (Sensenspitze, Stawipfl); Gurktaler Alpen: Kaserhöhe östlich der Turracherhöhe. In der Schweiz selten im Berner Oberland: Gipfel des Männlichen, am felsigen Ufer des Sägistalsees, am Übergang vom Aargletscher nach dem Urbachtal. Freiburger Alpen: bei Morteys. Im Wallis relativ verbreitet: Äußeres Wallis: Grammont, Garghi, Cornettes, Nona, Alpes du Trient, Col de Balme, Massif de Morcles, Col de Susanfe, Col de Tanneverge. Zentralwallis: Mt. Fully, Chamosence, Cheville, Deylong, Alpes d'Arbaz, Pas de Loup, Bellalui, Tubang, Wildstrubel, Faldumalp, Gerstenhorn oberhalb Mund, Rawyl im Lötschental, Loze, Sanetsch. Oldenhorn, Torrentalp, Plattenhörner. Innerwallis: In der Penninischen Kette verbreitet: z. B. hohe Vorkommen, Valsorey, bis 2600 m, Col de Torrent 2850 m, Oberrothorn bei Zermatt 3050 m, Saastal bis 2800 m; tiefere Vorkommen: Bannwald oberhalb Bürschen 1660–1670 m, Laggintal, Feerberg, Alpien, Zwischbergtal, Gerental 1680 m, Furka, Corbassiere im Val de Bagnes, Mt. Gautier, Illhorn, Töbel, Findelen bei Zermatt, Binntal. Im Puschlav: alpine Hänge Berninapass, von 1750–2680 m. Graubünden: Jeninser Alpe, nordwestlich der Hütten von Obersäb, 2000 m, Felsbergeräpeli auf dem Calanda oberhalb Chur, 2160–2200 m. Rheinwald, Wandflue bei Nufenen. Im Tessin verbreitet: Val de Bosc, Val Bavona, Val Lavizzara, Val Piumogna, Val Bedretto, Val Blenio, Pian Columbe, Cadagno, Piora, Passo di Naret, Gotthard, Campo alla Torba bei Forno. In Italien in den Südalpen: Prov. Bozen: zerstreut im Ortler-Gebiet (Stilfser Joch), Vintschgau und Etschgebiet, Zirbeneck, Griankopf in Schlinig, Kurzenberg in Schnals, Praderschafalpe, am Jöchel zwischen Sprons und Laziris, Zilalpe, Ulten, Jaufen, Joch zwischen Schalders und Durnholz, Lerchenreck in Lusen, Peitlerscharte, Brenneralpen, Schlüsseljöchl, Hühnerspiel, Burgumeralpe in Pfitschtal, Finsterstern, Mendel, im Sarntal: Joch zwischen Aberstückl und Pässeier, Villanderalpe, Rittnerhorn, Sarnercharte. Sextener Dolomiten: Helm und Sextenstein, Dürrenstein; Seiser Alm: Schlern, Rosszähne, Tierseralpe, Sellajoch, Ciamol. Ahrntal: Klausen bei Steinhaus, Weißenbach, Gsieseralpen; Mt. Piano, Drei Zinnen; Seekofel in Prags. Prov. Trento: Val di Sole, Tonale, Giogo di Colem in Rabbi, Vall Vallorz, Catinaccio (zwischen Rifugio Vajolet und Grasleitenpass). Judikarische Alpen: Val di Breguzzo, Campiglio, Mandron im Val Genova, M. Bondone, Valsugaria: Montalone, Conseria, Fassa und Fleims, Fedajapass, M. Castellazo bei Paneveggio, Durontal. Prov. Belluno: Val d'Ansiei, Val del Boite, Ampezzo, M. Nuvolau, Forcella; Val del Padola: M. Cavallino.

**Naturschutz und Gefährdung.** Die Populationen von *R. kuepferi* subsp. *orientalis* (s. nächster Absatz) sind individuenreich und die Standorte nicht bedroht. Die Art ist deshalb nicht gefährdet.

**Systematische Gliederung und Variabilität.** *Ranunculus kuepferi* wurde früher aufgrund morphologischer Ähnlichkeiten in die Artengruppe des *R. pyrenaicus* s.l. gestellt, welche nach KÜPFER (1974) außer *R. pyrenaicus* L. s. str., verbreitet in den Pyrenäen, noch *R. angustifolius* DC. aus den Ostpyrenäen und der Sierra Nevada (Südostspanien) umfasste. Diese beiden Arten gehören jedoch zur südwesteuropäischen Sektion *Ranuncella* (s. → **Abb. 1**). Neuere molekular-phylogenetische Untersuchungen stellen *R. kuepferi* in die *aconitifolius*-Klade als Schwesterart von *R. seguieri* (→ **Abb. 1**). Dieses Verwandtschaftsverhältnis wird durch das Fehlen einer Stärkeschicht in den Kronblättern und auch durch die Kreuzbarkeit mit Arten dieser Sektion bestätigt (s. unten). *Ranunculus kuepferi* kann in eine diploide Unterart (subsp. *kuepferi*;  $2n = 16$ ) und eine polyploide Unterart (subsp. *orientalis* HUBER 1988, Veröff. Geobot. Inst. ETH **100**: 59;  $2n = 24, 32, 40$ ) unterteilt werden. Bei der sich sexuell fortpflanzenden subsp. *kuepferi* sind meist alle 5 Kronblätter vollständig ausgebildet, mehr Staubblätter als Fruchtblätter vorhanden und Pollen sowie Früchtchen regelmäßig ausgebildet (KÜPFER 1974, HUBER 1988). Bei der subsp. *orientalis* hingegen, welche sich durch fakultative pseudogame Apomixis fortpflanzt (COSENDAI et al. 2010, 2013, SCHINKEL et al. 2016), sind oft nur einzelne Kronblätter gut ausgebildet, die übrigen sind deformiert oder fehlen; es sind weniger Staubblätter als Fruchtblätter

vorhanden, und Pollen sowie Früchtchen bleiben zu einem großen Teil unentwickelt. Die diploide subsp. *kuepferi* ist sexuell, selbstinkompatibel (COSENDAI et al. 2013) und besitzt eine lückenhafte geographische Verbreitung in den Südwestalpen: von den Ligurischen Alpen zu den Alpen der Provence und den westlichen Voralpen (KÜPFER 1974); sie kommt somit im Gebiet nicht vor. Im übrigen Verbreitungsareal wächst die tetraploide, fakultativ apomiktische Sippe *R. kuepferi* subsp. *orientalis*, wobei auch vereinzelt triploide und pentaploide Individuen auftreten können (COSENDAI et al. 2010). In den Kontaktzonen treten vermehrt triploide und pentaploide Pflanzen auf (HUBER 1985, 1988), die aus unreduzierten, befruchteten Eizellen von diploiden bzw. tetraploiden Mutterpflanzen entstehen („female triploid bridge“, SCHINKEL et al. 2017). Die Bildung einzelner apomiktischer Samen in sonst diploiden, sexuellen Populationen kann durch Kälte induziert werden (KLATT et al. 2018).

**Biogeographie und Evolution.** Die Art stellt ein typisches Beispiel für den Ausbreitungserfolg apomiktischer Pflanzen dar („Geographische Parthenogenese“; HÖRANDL et al. 2008, COSENDAI et al. 2010). Die apomiktische tetraploide Sippe ist im gesamten ehemals vergletscherten Gebiet der Alpen, im nördlichen Apennin und in Korsika verbreitet (COSENDAI et al. 2010, 2011). Die postglaziale Wiederbesiedelung erfolgte vermutlich mehrfach vom Entstehungsgebiet in den südwestlichen Alpen aus (BURNIER et al. 2009). Die mehrfache Entstehung von Tetraploiden durch Autopolyploidie sowie fakultative Apomixis ermöglichten das Beibehalten von genetischer Diversität innerhalb der Populationen (COSENDAI et al. 2011, 2013). Der postglaziale Ausbreitungserfolg der tetraploiden Sippe, die vor ca. 10000–80000 Jahren entstanden ist, wird durch eine Kombination von Faktoren bedingt: Apomixis ermöglichte eine schnellere Kolonisierung eisfrei gewordener Gebiete, während die Besiedelung einer neuen ökologischen Nische in höheren Lagen und kälteren Klimaten ein Effekt von Polyploidie ist (SCHINKEL et al. 2016, KIRCHHEIMER et al. 2016, 2018). Die Anpassung an kältere Klimabedingungen ist vermutlich auf epigenetische Faktoren (Änderungen der Cytosin-Methylierung, veränderte Gen-Expression) und eine große phänotypische Plastizität zurückzuführen (SYNGELAKI et al. 2020a, b, 2021, SCHINKEL et al. 2020).

**Hybriden.** *R. kuepferi* bildet in den Südwest- und Zentralalpen Bastarde verschiedenen Polyploidiegrades mit den drei äußerlich stark abweichenden Arten *R. seguieri*, *R. aconitifolius* und *R. platanifolius* (HUBER 1988). *R. kuepferi* × *R. seguieri* (*R. ×yvesii* BURNAT 1901, in ROUY, Illustr. Pl. Eur. Rar. **15**: 116, Tab. 352) aus den Meeralpen ist besonders vielgestaltig (grundständige Blätter im Umriss fächerförmig bis lanzettlich, teils bis fast zum Grunde in spreizende Abschnitte geteilt, teils nur mit einzelnen Zähnen oder sogar ganzrandig) und cytologisch variabel ( $2n = 16, 24, 32 [33], 40$ ), ohne dass eine enge Beziehung zwischen Morphologie und Chromosomenzahl beobachtet werden kann. Die Bastarde mit *R. aconitifolius* und *R. platanifolius* hingegen lassen sich je in eine diploide Bastard-Unterart mit fächer- bis glockenförmigen oder ovalen, bis gegen die Mitte geteilten grundständigen Blättern und eine polyploide Bastard-Unterart mit breit lanzettlichen, höchstens gezähnten grundständigen Blättern unterteilen: 1) *R. kuepferi* × *R. aconitifolius*,  $2n = 16$ : *R. ×lacerus* BELL. nothosubsp. *lacerus*, 1791, App. Fl. Pedem. In: Mém. Acad. Roy. Sci. Turin **5**: 233, Pl. 8; 2)  $2n = 40$ : *R. ×lacerus* BELL. nothosubsp. *valesiacus* (SUTER) HUBER 1988, Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung RÜBEL, Zürich **100**: 66; 3) *R. kuepferi* × *R. platanifolius*,  $2n = 16$ : *R. ×scissus* HUBER nothosubsp. *scissus*, 1988, Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübél, Zürich **100**: 62; 4)  $2n = 24, 32, 40$ : *R. ×scissus* HUBER nothosubsp. *disjunctus* HUBER 1988, Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübél, Zürich **100**: 66. Bei den diploiden Bastard-Unterarten, die nur in den Meeralpen zu finden sind, ist *R. kuepferi* subsp. *kuepferi* ( $2n = 16$ ) als Elter beteiligt, bei den polyploiden Bastard-Unterarten (Südwestalpen, Zentralalpen, Einzelfund in Korsika) hingegen *R. kuepferi* subsp. *orientalis* ( $2n = 24, 32$ ). Die Bastarde besiedeln meist intermediäre Standorte zwischen den Elternpopulationen. Verschiedene Ploidiestufen von Bastarden wurden experimentell hergestellt (HUBER 1988).

## Sektion Thora DC.

### 12. *Ranunculus thora*<sup>17</sup>

LINNAEUS 1753, Sp. Pl. 1: 550. – Syn.: *R. scutatus* WALDST. & KIT. 1804, Descr. Icon. Pl. Hung. 205. – Schildblatt-Hahnenfuß. – Taf. 7, Fig. 56; 16, Fig. 3; → Abb. 22, 23.

**Literatur.** MAYER, E. 1959: Beitrag zur Bewertung des Taxons *Ranunculus scutatus* W. et K. Razpr. Mat.-Prir. Akad. Ljubljani 5: 25–43 (slow., dtsh. Zusfg.). – PRUGGER, O. 1977: Über die Standorte des Schildblatt-Hahnenfußes (*Ranunculus thora* L.) in den östlichen Karawanken. Carinthia II 167 (87): 323–325. – MELZER, H. 1978: Weitere floristische Neuigkeiten aus Kärnten. Carinthia II 168 (88): 261–263.

Pflanze ausdauernd, 5–30(–40) cm hoch, aufrecht, kahl. Wurzelstock kurz, mit langen, fleischigen Zugwurzeln. Stängel aufrecht, unverzweigt, selten verzweigt, bis über die Mitte blattlos, an der Basis kahl oder behaart, 1–3-blütig. Im Jugendzustand 1 grundständiges, gestieltes Laubblatt, bei blühreifen Pflanzen fehlend, unterstes Stängelblatt sitzend, seltener kurz gestielt, groß, 3–8(–13) cm lang, nierenförmig-rundlich, am Grunde gerade gestutzt bis breit-herzförmig, vorn leicht ausgebuchtet, am Rand vom Grund aus zur Spitze hin immer größer gekerbt-gesägt, ungeteilt. Das folgende Stängelblatt breit eiförmig, deutlich 3-lappig mit oft spitzen Lappen, die folgenden Blätter meist viel kleiner, schmal lanzettlich oder 3-lappig, zugespitzt. Alle Blätter derb, bläulich-grün, kahl, auf beiden Seiten mit deutlicher Netznervatur. Blüten 1–8(–11), (1–)1,5–2 cm im Durchmesser. Kelchblätter eiförmig, kahl, halb so lang wie die Kronblätter. Kronblätter eiförmig, gelb, glänzend, 9–12 mm lang, am Grunde mit taschenförmiger Nektarschuppe. Torus kahl. Sammelfrucht kugelig. Nüsschen wenig zahlreich, kahl, seitlich stark gewölbt (fast kugelig aufgeblasen), 2,5–4 × 2,5–3,5 mm, unberandet, mit mehr oder weniger deutlichen Adern (Taf. 7, Fig. 56). Schnabel 1,3–2 mm lang, dünn, hakig gebogen oder eingerollt. – Chromosomenzahl: 2n = 16. – Blütezeit: V–VIII. – Sehr giftig!

**Standort und Vergesellschaftung.** Zerstreut und vereinzelt auf Schutthalden und Felsbändern, auf steinigen Matten, nur auf basischem Boden über kalkreicher Unterlage. In offenen Blaugrashalden, in Horstseggenrasen, im lockeren Legföhrengbüsch, oder in lichten Bergföhrenwäldern von (650) 1700–2400 m. Steigt in Krain bis 650 m herab. In den Alpen (Graubünden: U.- Engadin, Piz Terza) aufwärts bis 2500 m.

**Allgemeine Verbreitung.** Nordwestspanien (Sierra Cantabrica), Zentral-Pyrenäen, Jura (Reculet-Colombier, Dôle), Alpen (in den südlichen Zügen von den Westalpen bis Krain, fehlt in den Nordalpen und in Österreich auch in den Zentralalpen), Karpaten (Tatra, Südkarpaten), Gebirge von Kroatien, Bosnien, Herzegowina, Montenegro, Dalmatien und Albanien. Selten im mittleren Apennin, aber häufig in den Abruzzen, von dort bis Latium und Campanien. Das Areal ist zu dem von *R. hybridus* weitgehend

komplementär. Verbreitungskarten: MEUSEL et al. (1965), MERXMÜLLER (1954, Verbreitung in den Alpen), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Zonale Arealdiagnose:** sm-temp//subalp·oz<sub>(1)</sub>-2EUR

<sup>17</sup> Herleitung des Namens ungeklärt

**Regionale Arealdiagnose:** west-zentralsubmed-alpisch-carp//subalp

**Verbreitung im Gebiet.** Fehlt in Deutschland vollständig. In Österreich nur vereinzelt und selten in Kärnten (Osthang des Obir, Widonig-Alpe). – In der Schweiz sehr vereinzelt im Jura (Dôle), Kt. Freiburg: Aveneyre, Col de Bonaudon, des Nontanettes. Kt. Waadt – Kt. Wallis: Col de Couz, Grammont, Alpes de Vionnaz, Linleux, Nona, Val d’Illiez, Alpes de Monthey, Dent de Chézery. Im Innerwallis in der Penninischen Kette: Alpe de Sassore ou Sachiere am Fuß des Mt. Gelé. Graubünden: Scesaplana, Furkahorn, Schiahorn, San Bernadino, Bergell, Albulagebiet. Unterengadin: Val Cluoz, Murtera bei Zernez, Muottas da Grimels, am Munt de la Schera, Murtiröl, oberhalb Praspöl. Tessin: Denti della Vecchia, M. Generoso, Grenzkamm Cima del Noresso-Paiolo (Val di Colla). – In Italien in den Südalpen in den Bergamasker Alpen: Grigna. Judikarien: M. Tombéa, Val Vestino, Val di Ledro, oberh. Limone, Campiglio, Mt. Spinale, Val Bre bei Pinzolo, Alpe Lanciada und Gavardina bei Tione, Castell Camozzi bei Stenico. Prov. Trento: im oberen Vallarsa-Tal. Bondone, Kalkalpen im Val di Sella, bei Borgo, Civerone, Manasso. Zenzola, M. Baldo: Altissimo, Scanupia, Colsanto. Prov. Belluno: M. Pavione, Agnerola-Alpe (Primör). Im Cadore: Sorgenti del Piave. – In Slowenien in Dolenjsko: bei Ključevica und Dobovec am Berg Kum, Zidani most; Štajersko: Lisca, Hum, Toplice.

**Naturschutz und Gefährdung.** In Österreich potenziell gefährdet und gesetzlich geschützt. In der Schweiz ist die potenziell gefährdete Art regional gesetzlich geschützt. In Südtirol nicht gefährdet.

**Systematische Gliederung und Variabilität.** Zur Sektion *Thora* DC. gehören in Europa neben *R. thora* L. und *R. hybridus* (NR. 13) noch *R. brevifolius* TEN. Der früher unterschiedene *R. scutatus* WALDST. et KIT. ist nach MAYER (1959) durch alle Übergänge mit typischem *R. thora* verbunden und ist danach nur eine kräftige Sippe von *R. thora*, die völlig in die Variationsbreite von *R. thora* fällt und am besten als f. *scutatus* (WALDST. et KIT.) BECK 1916, Fl. Bosn., 240, zu bewerten ist. Im Gebiet kommt neben der typischen verbreiteten Sippe f. *thora*: Stängel vorwiegend einblütig, Blätter mehr oder weniger nierenförmig, meist breiter als lang, Spreitenbasis gestutzt, am Südostrand der südöstlichen Kalkalpen (Kärnten, Steiermark, Unterkrain, ein isoliertes Vorkommen in Judikarien: Val Vestino), die f. *pseudoscutatus* MAYER 1959, Razpr. Mat.-Prir. Akad., Ljubljani 5: 33, vor: Stängel vorwiegend verzweigt, mehrblütig (2–8-, vereinzelt bis 11-blütig), Stängelblatt rundlich bis kreisrund, Spreitenbasis breit herzförmig. Diese Form vermittelt im Übergangsbereich zwischen den südöstlichen Kalkalpen und den Dinarischen Gebirgen zwischen der typischen Form und der f. *scutatus*. Die Behaarung der Stängelbasis ist kein sehr sicheres taxonomisches Merkmal zur Abgrenzung der einzelnen Sippen, dagegen stellt die Form der Spreitenbasis des ersten Stängelblattes (s. → **Abb. 23**) ein recht brauchbares Differentialmerkmal dar (vergl. MAYER 1959). Den „Formen“ *petiolatus* WAHLENBERG 1814, Fl. Carp. prim., 170 (unteres Stängelblatt deutlich gestielt) und f. *diphyllus* BECK 1916, Fl. Bosn., 240 (zweites Stängelblatt in Form und Größe mehr oder weniger dem ersten gleich) kommt nach MAYER (1959) kein systematischer Wert zu, da beide bei allen Sippen von *R. thora* zerstreut bzw. vermischt auftreten. Außerhalb des Gebietes findet sich in den Karpaten zusammen mit der Typussippe, und von ihr auch nicht besonders geographisch isoliert, die f. *carpaticus* (GRISEB.) PORCIUS mit breit keilförmiger Spreitenbasis des ersten Stängelblattes, und in Nordalbanien die f. *albanicus* DEGEN, die der Typussippe sehr nahesteht und sich von ihr durch den fast ganzrandigen, undeutlich gezähnten Blattrand unterscheidet.

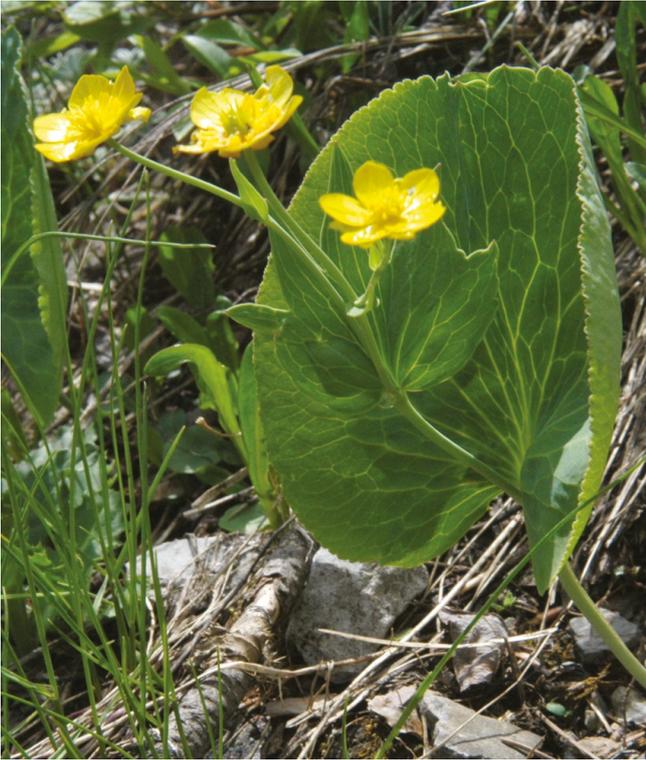
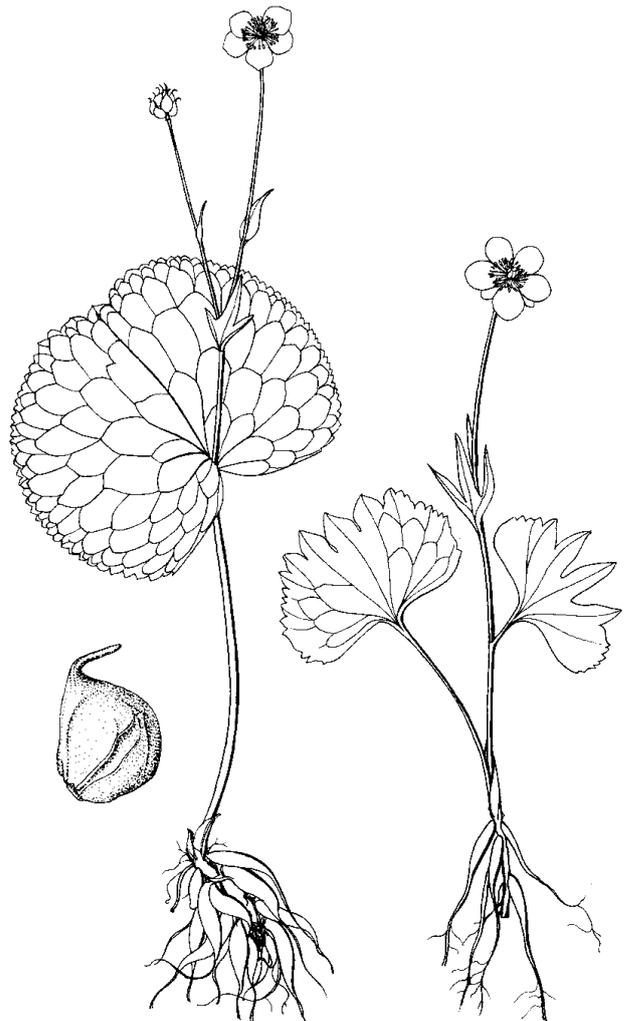


Abb. 22 (oben) | *Ranunculus thora*.

Foto: F. HADACEK

Abb. 23 | *Ranunculus thora* (links) und *R. hybridus* (rechts). Original: HIRZEL



### 13. *Ranunculus hybridus*<sup>18</sup>

BIRIA 1811, Hist. Nat. Renonc., 38. – Syn.: *R. pthora* G. BECK 1914, in Glasn. Zemaljsk. Muz. Bosni Hercegovini 26: 458. (non CRANTZ 1763, Stirp. Austr. Fasc. 2: 98, nom. illeg.); *R. pseudo-thora* HOST 1831, Fl. Austr. 2: 108 – Hahnenkamm, – Kamm-Hahnenfuß. – → Abb. 23, 24.

Pflanze ausdauernd, ähnlich *R. thora*, jedoch meist niedriger, 10–15(–20) cm hoch. Wurzelstock sehr kurz. Wurzeln lang, fleischig. Stängel aufrecht, kahl, wenig verzweigt, über der Mitte mit mehreren Stängelblättern. Grundständige Blätter zur Blütezeit meist vorhanden, 1–2 (selten 4), lang gestielt, nierenförmig, am Grunde keilförmig in den Blattstiel verschmälert, vorn grob gezähnt bis gelappt mit 3–5 Abschnitten, die mittleren von diesen schmal, die seitlichen breit, ringsum gekerbt-gesägt oder fast ganzrandig. Unterstes Stängelblatt meist unterhalb der Stängelmitte, den Grundblättern ähnlich, kurz gestielt, fast immer 3–5-lappig, tiefer bis auf 1/3 geteilt. Die folgenden Stängelblätter handförmig, 3–5-zählig mit langen spitzen Zähnen, die obersten lanzettlich, ganzrandig. Alle Blätter wie bei *R. thora* derb, blaugrün bereift, nur auf der Unterseite deutlich netznervig.

<sup>18</sup> *hybridus* lat. = Mischling, Bastard

Blüten 1–3, selten mehr, 12–15 mm im Durchmesser. Kelchblätter eiförmig, kürzer als die Kronblätter. Kronblätter hellgelb, meist 5, breit-eiförmig, lang benagelt, 5–8 mm lang, am Grunde mit taschenförmiger Nektargrube. Torus kahl. Sammelfrucht kugelig. Nüsschen nicht zahlreich (?), 2,5–4 mm lang, seitlich stark gewölbt, kahl, deutlich geadert. Schnabel kurz, gebogen. – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: VI–VIII. – Giftig!



Abb. 24 | *Ranunculus hybridus*. <https://flora.nhm-wien.ac.at/Bilder-P-Z/Ranunculus-hybridus-2.jpg>

**Standort und Vergesellschaftung.** Sehr selten bis zerstreut, stellenweise aber oft gesellig auf steinigen Triften und Wildheuplaggen, in Schuttfluren und Felsspalten auf basischen, kalkreichen Unterlagen, auf sommerwarmen, frisch-durchsickerten, bewegten Kalk- und Dolomit-Schuttböden, gern mit *Trisetum distichophyllum* oder *Rumex scutatus*, im *Thlaspion rotundifolii*. In offenen Polsterseggenrasen, in Horstseggen-Rasen, auch im *Rhododendron hirsutum*-Gebüsch, von (930) 1600 bis 2500 m. Steigt in Nordtirol (Seemahd im Achantal) bis 930 m herab. In den Dolomiten (zwischen Rolle-Pass und Cima della Pala) bis 2500 m.

**Allgemeine Verbreitung.** Als Sippe mit Süd-, Nord- und Nordost-Disjunktion nur in den nordöstl. und südöstl. Kalkzügen der Ostalpen westlich bis in die Ammergauer Berge und zum Ortler (Val Vitelli [Sponda lunga]). In Tirol verläuft die Westgrenze über Solstein - Valmingtal - Bocca di Brenta - Val Vestino (?). Ein isoliertes Vorkommen in Westbosnien. Das angebliche Vorkommen in den rumänischen Karpaten bedarf nach MAYER (1959) noch der endgültigen Klärung. Verbreitungskarten: MEUSEL et al. (1965), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Zonale Arealdiagnose:** sm+temp//subalp·oz<sub>2</sub>EUR

**Regionale Arealdiagnose:** carn-(illyr)-nordnor//subalp

**Verbreitung im Gebiet.** In Deutschland nur in Oberbayern: Karwendelgebirge: Kuchelberg; Soiernspitze bei Mittenwald, Torrener Joch in den Berchtesgadener Alpen. In Österreich ziemlich verbreitet in den nördlichen und südlichen Kalkalpen. In Tirol im Karwendel: Zirl, Solstein, Seefeld, Hafelekar, Achenal, Seekarspitz, am Seemahd; Stubai Alpen: Saile, Binsalpl am Lampsen, Serles, Kesselspitze, Kalbenjoch, Blaser, Riepenspitze, Kuppe der Garklarin, Martartal. In Salzburg in den Radstädter Tauern von den Kalkspitzen bis zum Mosermandl und Stierkopf im Hinterrieding und in der Mittereck-Hochfein- und Weißeckette. Tennengebirge, Göll, Loferer Alpen, Kitzbüheler Alpen. In Osttirol: Lienzer Dolomiten: Kerschbaumer Alpe, Lavanter und Zechalpe, Tristacher Alpe, Hochstadl. In Kärnten: Gailtal, Garnitzenberg, Kühweger Alm, Gipfel des Paludnig, Möschacher Wipfel. Reiskofel am Schönboden, Weißbriacher Ochsenalm. In der Steiermark und in Oberösterreich in den Kalkzügen sehr häufig. Niederösterreich: Wassersteig, Abfälle des Ochsenbodens vom Saugraben bis über die Bockgrube des Schneeberges hinaus; Griesleiten, Schlangenweg, Eisenhüttenalpe, Wetterkogel und Keilwand der Rax; Göller, Dürnstein, Hochkar. In Slowenien in den Julischen und Steiner Alpen, am Krainer Schneeberg (Snežnik, Trnovski Gozd). Fehlt in der Schweiz vollkommen. In Italien in den Südalpen in den Karnischen Alpen, im Veltlin (Valle d'Arigna), im Gebiet von Bormio: von der Sondalunga gegen das Val Vitelli, Val Vitelli. Adamello-Gruppe (Val di Genova). Bergamasker Alpen: V. Seriana, V. Cavallina. In der Umgebung von Bozen: Villnöß (Funes) oberhalb der Schlüterhütte, Gröden, häufig im Schlerngebiet und Seiser-Alm, Fassa und Fleims, Sellajoch, Rosengarten, Latemar, Reiterjoch, Antermoja-See, Mazzinjöchl, Pordoi-Joch, Fedaja, oberh. Vigo, zwischen Rollepässen und Ciman della Pala. Umgebung von Trient: Bocca di Brenta, Paganella. M. Baldo, Val Vestino (?). Im Cadore verbreitet: Val de Piave, Val Talagana, Val de Frisone, Val dell'Ansiei, Val del Piova, Val del Boite.

**Naturschutz und Gefährdung.** In Deutschland (Bayern) ist der Kamm-Hahnenfuß extrem selten, daher potenziell gefährdet und streng geschützt. In Österreich und Südtirol ist die Art nicht gefährdet. In den nordöstlich angrenzenden Landesteilen Italiens ist die Art gefährdet. Zu den wenigen Vorkommen aus Slowenien liegen keine Angaben vor.

**Variabilität.** *R. hybridus* variiert besonders in der Blütengröße und der Zahl der Staubblätter.

**Systematische Stellung.** Nach MERXMÜLLER (1954) handelt es sich bei *R. hybridus* und *R. thora* um zwei sehr nah verwandte Sippen, deren Areale sehr auffallende Verschiedenheiten aufweisen. Auffällig ist dabei das Vorkommen von *R. thora* in der Tatra, wo man bei Annahme einer Artbildung im Pleistozän keineswegs die südliche Sippe, sondern weit eher den in den Nordostalpen verbreiteten *R. hybridus* erwartet hätte. Eine Erklärung ließe sich darin finden, dass die Verbreitungsmuster der beiden Arten aufgrund einer relativ frühen Artbildung völlig verschieden sind und in keiner Form noch eine gegenseitige Beziehung erkennen lassen. Molekularsystematische Untersuchungen bestätigen *R. hybridus* und *R. thora* als Schwestersippen (→ **Abb. 1**) und berechnen das Alter der Aufspaltungen mit ca. 1.03 Mill. Jahren (EMADZADE & HÖRANDL 2011). Zu diesem Formenkreis gehört noch die mediterrane Art *R. brevifolius* TEN. mit subsp. *brevifolius* (Zentralitalien, Balkanhalbinsel, Kreta) sowie subsp. *pindicus* (Südgriechenland, Kreta) (TUTIN & AKEROYD 1993).

**Lebensgeschichte, Bewurzelung.** Die Primärwurzel stirbt meist im 2. (3.) Jahr ab. Die sprossbürtigen Wurzeln sind am Grund bis auf 5 (–6) mm verdickt, sie werden jährlich in Einzahl gebildet und dauern am kurzen Rhizom bis 14 Jahre aus, erreichen 27 cm Tiefe und die doppelte Breite (Bewurzelungsradius). Auf mageren Standorten blüht die Pflanze erst im 5.–9. Jahr (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1992).

**Sektion Hecatonia (LOUR.) DC.****14. *Ranunculus sceleratus*<sup>19</sup>**

LINNAEUS 1753, Sp. Pl. 1:551. – Syn.: *Ranunculus reptabundus* RUPR. 1845, Fl. Samoied.: 10. – Gefährlicher Hahnenfuß, Gift-Hahnenfuß. – Tafel 6, Fig. 54, 17, Fig. 5; → **Abb. 25, 26.**

**Literatur.** BANERJI, M. L. & M. MUKHERJI, 1970: Petal venation of *Ranunculus sceleratus* L. *Castanea* **35**: 157–161. – CHANG, S. C., P. B. KAUFMAN & B. G. KANG 1999: Changes in endogenous levels of free polyamines during petiole elongation in the semiaquatic plant *Ranunculus sceleratus*. *Int. J. Plant Sci.* **160**: 691–697. – HUBER, W. & R. HINTERMANN 1992: *Ranunculus sceleratus* im Windischer Schachen, Kanton Aargau – Perspektiven einer einst verschollenen Art. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel (Zürich)* **58**: 138–146. – JACKSON, M. B. 2008: Ethylene-promoted elongation: An adaptation to submergence stress. *Ann. Bot.* **101**: 229–248. – LI, H. B., C. X. ZHOU, Y. X. PAN, X. Z. GAO, X. M. WU, H. BAI, L. F. ZHOU, Z. CHEN, S. L. ZHANG, S. Y. SHI, J. L. LUO, J. H. XU, L. R. CHEN, X. X. ZHENG & Y. ZHAO 2005: Evaluation of antiviral activity of compounds isolated from *Ranunculus sieboldii* and *Ranunculus sceleratus*. *Planta Medica* **71**: 1128–1133. – MISRA, S. B. & S. N. DIXIT. 1980: Antifungal principle of *Ranunculus sceleratus*. *Econ. Bot.* **34**: 362–367. – SABER, A. H., G. H. MAHRAN & T. ELALFY 1968: Phytochemical investigation of *Ranunculus sceleratus* L. *Planta Medica* **16**: 231–&. – SABER, A. H., G. H. MAHRAN & T. S. EL-ALFY, 1969: The macro- and micromorphology of *Ranunculus sceleratus* L. growing in Egypt. *J. Bot. U. A. R.* **12**: 89–103. – SHAHID, S., T. RIAZ & M. N. ASGHAR. 2015: Screening of *Ranunculus sceleratus* for enzyme inhibition, antibacterial and antioxidant activities. *Bangladesh J. Pharmacol.* **10**: 436–442. – SHARMA, A. K. & T. CHATTERJEE 1960: *Ranunculus sceleratus* L., its cytology and response to gammexane treatment. *Ind. Agric.* **4**: 81–89. – UMAIR, M., M. ALTAF & A. M. ABBASI 2017: An ethnobotanical survey of indigenous medicinal plants in Hafizabad district, Punjab–Pakistan. *PLoS One* **12**. – VANDERTHOORN, J. & H. J. TENHOVE, 1982: On the ecology of *Cotula coronopifolia* L. and *Ranunculus sceleratus* L. 2. Experiments on seed germination, seed longevity and seedling survival. *Acta Oecologica-Oecologia Plant.* **3**: 409–418. – XU, X. H. & A. A. M. VAN LAMMEREN 1993: Microtubular configurations during the cellularization of coenocytic in *Ranunculus sceleratus* L. *Sex. Pl. Repr.* **6**: 127–132; 1994: The ultrastructure of seed coat development in *Ranunculus sceleratus*. *Acta Bot. Neerl.* **43**: 291–301; 1997: Structural analysis of embryogenesis and endosperm formation in celery-leaved buttercup (*Ranunculus sceleratus* L.). *Acta Bot. Neerl.* **46**: 291–301.

Pflanze sommer- oder winterannuell (einjährig überwinternd), (10–)20–50(–120) cm hoch, ohne Wurzelstock, mit fadenförmigen, meist sprossbürtigen Wurzeln. Stängel aufrecht, hohl, gefurcht, meist stark verzweigt, kahl oder im oberen Bereich etwas behaart. Grundständige Laubblätter lang gestielt (3–25 cm) mit breiten Blattscheiden, Blattspreite einfach, nierenförmig oder im Umriss fünfeckig, 1–6 cm × 1,5–10 cm, an der Basis herzförmig, tief handförmig 3-teilig oder 3-lappig, die seitlichen Lappen oft wieder 2–3-lappig, an der Spitze stumpf oder abgerundet, gekerbt. Untere Stängelblätter den Grundblättern gleichend, die oberen sitzend, bis zum Grund 3-teilig mit schmal lanzettlichen bis keilförmigen Abschnitten. Alle Blätter dicklich, fleischig, die unteren kahl, glänzend, die oberen auf der Unterseite und am Rand mehr oder weniger behaart. Blütenstiele kahl oder behaart, oft gefurcht, bei Fruchtreife sich verlängernd. Blüten aufrecht, unscheinbar, 0,5–1 cm im Durchmesser. Kelchblätter zurückgeschlagen und bald abfallend, eiförmig, auf der Unterseite

<sup>19</sup> *sceleratus* von lat. *scelus* = Verbrechen, nach der starken Giftigkeit der Art.

behaart, gelblich grün, 4–6 mm lang. Kronblätter breit elliptisch oder schmal eiförmig, meist kürzer als die Kelchblätter, 2–4 mm lang, hellgelb, am Grunde mit U-förmigem bis ringförmigem Nektarium. Torus mehr oder weniger behaart, seltener kahl, zur Blütezeit 1–2 mm lang, zur Fruchtzeit sich auf 2,5–9 mm verlängernd, eiförmig bis zylindrisch. Sammelfrucht eiförmig bis zylindrisch. Nüsschen zahlreich (70–100), eiförmig-rundlich, 0,8–1,1 mm lang, schwach gewölbt, kahl, zuweilen auch etwas querrunzelig. Schnabel 0,1–0,2 mm lang, gerade bis gekrümmt (Taf. 6, Fig. 54; → **Abb. 25, 26**). – Chromosomenzahl:  $2n = 16, 32, 56, 64$ . – Blütezeit: VI–VIII (IX). Sehr giftig!

**Standort und Vergesellschaftung.** Zerstreut in lückigen Schlamm-Pionierfluren, an See- und Teichufern und in Gräben, Tümpeln und abgelassenen Fischteichen, auf nassen, zeitweise überschwemmten, sehr nährstoffreichen, meist neutralen bis schwach sauren, humosen Schlammböden, Pionierpflanze, Lichtkeimer, mit *Rumex maritimus* Charakterart des *Ranunculetum scelerati* (Bidenton), in Tschechien auch im Nanocyperion und im Sparganio-Glycerion fluitantis. Von der Ebene bis in mittlere Gebirgslagen, in Silikatgebieten selten oder fehlend.

Im Gebiet nur die subsp. *sceleratus*. Beschreibung s. Art.

**Allgemeine Verbreitung.** (*R. sceleratus* s. lat.). Fast ganz Europa, besonders im zentralen und nördlichen Teil, im Süden zerstreut bis selten. Im Westen von den Britischen Inseln (selten in Schottland, auf den Shetland-Inseln fehlend) bis im Osten über Sibirien nach Mittelasien, Himalaja, China, Japan, Kamtschatka. Im Norden bis gegen 68° n. Br. in Skandinavien. Die hoch-nordische Sippe

(Nordrussland etc.) wird als subsp. *reptabundus* (RUPR.) HULTÉN abgetrennt (s. unten). In Nordamerika in zwei Varietäten: die var. *sceleratus* im Westen eingebürgert, im Osten vielleicht heimisch, dort von Neufundland bis Florida, nach Westen bis Texas, Kansas, Dakota und Alberta. Die var. *multifidus* NUTT. in TORR. & GRAY einheimisch im westlichen Teil von Alaska, Yukon bis nach Kalifornien, Arizona und Neu-Mexiko, nach Osten bis zur Hudson-Bay und nach Minnesota (Angaben nach WHITTEMORE 1997). Verschleppt in den gemäßigten Breiten der südlichen Hemisphäre.

**Zonale Arealdiagnose:** (m)-sm-temp-(b)  
CIRCPOL

**Verbreitung im Gebiet.** In Deutschland in Mecklenburg-Vorpommern und Schleswig-Holstein gemein, in Nordrhein-Westfalen, Niedersachsen, Brandenburg, Sachsen-Anhalt, Sachsen und Bayern verbreitet, aber im Bergland selten. In Baden-Württemberg, Rheinland-Pfalz, Hessen und Thüringen nur



**Abb. 25** | *Ranunculus sceleratus*. Foto: Geobotanisches Institut der ETH Zürich

zerstreut und oft unbeständig. In Polen, Schlesien, Pommern und im ehemaligen Ostpreußen ziemlich häufig. In der Schweiz im Mittelland zerstreut, vereinzelt in den Alpen und im Jura. In Norditalien verbreitet, bis 1000 m aufwärts. In Slowenien zerstreut, besonders im Nordosten. In Böhmen und Mähren zerstreut bis häufig, aufwärts im Böhmerwald bis 800 m. In Österreich in allen Bundesländern zerstreut bis mäßig häufig, aufwärts bis in die Bergstufe.

**Naturschutz und Gefährdung.** Der mancherorts unbeständige Gift-Hahnenfuß ist wohl nicht so gefährdet wie es den Anschein haben mag. Beispielsweise ist in Sachsen und Sachsen-Anhalt keine Zu- oder Abnahme der Bestände erkennbar. Die permanente Samenbank ermöglicht es ihm, ungünstige Bedingungen mit Hilfe der Samen zu überstehen. So ist die Art in Deutschland nicht gefährdet. In Österreich ist die Art gefährdet, in der Schweiz ist die verletzte Art regional gesetzlich geschützt. In Südtirol verletzlich.

**Variabilität der Art.** Bei *R. sceleratus* lassen sich je nach Standort eine Reihe von Modifikationen unterscheiden, denen aber kein systematischer Wert beizumessen ist. Neben der Typusunterart mit mehr oder weniger kahlen Stängeln und je 5 Kelch- und Kronblättern lässt sich eine subarktische Sippe subsp. *reptabundus* (RUPR.) HULTÉN mit behaartem Stängel, 3–4 Kelchblättern und 0–5 Kronblättern unterscheiden. – Die Verlängerung von Blattstielen bei untergetauchten Pflanzen ist eine Anpassung an Sauerstoffmangel und wird durch endogene Anreicherung von Äthylen induziert (CHANG et al. 1999, JACKSON 2008).

**Systematische Stellung.** Die Art wurde von TAMURA (1995) in einer eigenen, monotypischen Sektion klassifiziert. Die morphologischen und genetischen Unterschiede zu anderen gelbblütigen, aquatischen oder semiaquatischen Hahnenfüßen (z. B. *R. hyperboreus*) erscheinen jedoch zu gering, um diese Sonderstellung zu rechtfertigen (→ vgl. **Abb. 1**). – Bemerkenswert ist die Polyploidiereihe, die bis zur octoploiden Stufe ( $2n = 64$ ) aufsteigt.



**Abb. 26** | *Ranunculus sceleratus*. Blüten und junge Sammelfrucht. Foto: F. HADACEK

**Blüten- und Ausbreitungsökologie.** Nach GRIME et al. (1988) regeneriert sich *R. sceleratus* ausschließlich durch Samen, und die Art kann eine dauerhafte Samenbank ausbilden. 50 % der Samen keimen unter Licht nach 8 Tagen.

**Ökologie.** Für *R. sceleratus* ist eine vasculär-arbuskuläre Mykorrhiza festgestellt worden (GRIME et al. 1988).

**Inhaltsstoffe.** Die Inhaltsstoffe der Art wurden mehrfach auf ihre pharmakologische Wirkung untersucht (SABER et al. 1968), etwa hinsichtlich antiviraler Effekte (LI et al. 2005), entzündungshemmender und antioxidativer Wirkung (SHAHID et al. 2015, NEAG et al. 2017) und antifungaler Wirkung (MISRA & DIXIT 1980). Die Art gilt außerhalb Europas vielerorts als Volksheilmittel (z.B. UMAIR et al. 2017).

**Volksnamen.** Als giftige Pflanze mit scharf brennendem Geschmack heißt die Art *Düwelsbitt* (Teufelsbiss) (Ostfriesland, Oldenburg, Osnabrück), *Snüfker* (eigentlich 'Prise Schnupftabak') (Ostfriesland), *Jichtkruud* (Gichtkraut) (Emsland). Nach dem feuchten Standort nennt man die Art *Fröschchenblume* (rheinisch). Weitere Bezeichnungen sind *Môsflachs* (Entlebuch/Luzern) und *Blaumenkrut* (Mecklenburg).

### **Ranunculus sect. Auricomus SCHUR**

Diese große Sektion umfasst außer den heimischen Vertretern der *R. auricomus*-Gruppe (mit den sexuellen Arten 15. *R. cassubicifolius* und 16. *R. notabilis* sowie zahlreichen apomiktischen Hybridsippen) die arktisch-alpine Art *R. pygmaeus* und eine Reihe weiterer, temperat bis arktisch verbreiteter Arten in Nordamerika und in den Zentralasiatischen Gebirgen (EMADZADE et al. 2015), → **Abb. 1**. *R. sect. Auricomus* ist daher nicht mit der/dem vorwiegend apomiktischen Komplex *R. auricomus* agg. gleichzusetzen, sondern hat einen weit größeren taxonomischen Umfang. Zum *Ranunculus auricomus* agg. wird hier für den unspezialisierten Leser eine kurze Beschreibung der Gesamtgruppe geboten, für eine detaillierte Bearbeitung dieses Polyploid-Komplexes siehe MELZHEIMER & HÖRANDL (in Vorber.).

### **15./16. Ranunculus auricomus agg. – Gold-Hahnenfuß Gruppe. – Tafel 18, 4a–c.**

Pflanzen ausdauernd, mit kurzen Rhizomen, zierlich bis kräftig, meist mehrstängelig, 5–50 cm hoch. Stängel aufrecht, meist verzweigt. Spreitenlose Niederblätter vorhanden oder fehlend. Grundblätter gestielt, Spreite im Blattschnitt sehr variabel, ungeteilt bis 3-lappig bis 3-teilig bis mehrfach handförmig oder fußförmig geteilt; vielfach sind ausgeprägte Blattzyklen in einer Pflanze vorhanden. Basalbucht eng bis weit (gestutzt). Spreitenrand ganzrandig bis gekerbt bis fein gezähnt. Stängelblätter sitzend, die untersten in 5–11 Abschnitte geteilt, diese schmal-linealisch bis breit-lanzettlich oder verkehrt-eilanzettlich, ganzrandig bis kerbsäugig bis fiederspaltig. Blütenstiele nicht längsgefurcht. Blüten 7–40 mm im Durchmesser, Kelchblätter aufrecht, Kronblätter 0–11, gelb. Torus sehr variabel, kahl bis behaart, kugelig bis eiförmig bis länglich, mit kurzen bis langen Karpellophoren. Nüsschen dicht behaart, bauchig, der Schnabel variabel, meist schlank und mehr oder minder gebogen. – Chromosomenzahl:  $2n = 16, 32, 56, 48$ . Blütezeit: IV–V(–VI).

Der Komplex weist im Gebiet außer den beiden sexuellen Basis-Arten 15. *R. cassubicifolius* W. KOCH (mit großen, unzertheilten Grundblättern) und 16. *R. notabilis* HÖRANDL & GUTERM. (mit mehrfach

zerteilten Grundblättern) zahlreiche apomiktische Hybridsippen auf (näheres in MELZHEIMER & HÖRANDL in Vorber.).

**Standort und Vergesellschaftung.** In verschiedensten Laubwäldern (Auwälder, Bruchwälder, Eichen-Hainbuchenwälder, Buchenwälder), an Gebüsch, in Parks und Obstgärten; in feuchten Mähwiesen und Feuchtwiesen, in subalpinen Rasengesellschaften, in Parkrasen, Gärten, an Wegrändern, in Straßengraben.

**Verbreitung im Gebiet.** Die apomiktischen Sippen sind im gesamten Gebiet verbreitet und häufig, von der collinen bis in die subalpine Stufe, an frischen bis feuchten, schattigen bis sonnigen Standorten. Gesamtverbreitung: Europa bis westliches Sibirien, Grönland, Alaska, vor allem in den temperaten bis arktischen Zonen. Die sexuelle, diploide und tetraploide Art *R. cassubicifolius* kommt disjunkt im Alpenvorland und Voralpengebiet von der Schweiz bis Deutschland (Bayern) bis Österreich (Salzburg, Niederösterreich, Burgenland bei Hammer) und in Slowenien vor. Die sexuelle diploide Art *R. notabilis* kommt im südöstlichen Österreich (Burgenland, Steiermark) und in Slowenien vor (siehe KARBSTEIN et al. 2020, TOMASELLO et al. 2020).

**Naturschutz und Gefährdung.** Der Gesamtkomplex gilt in Deutschland und der Schweiz als nicht gefährdet, in Österreich als gefährdet, in Südtirol als stark gefährdet. Gefährdungsursachen sind vor allem der Rückgang von Feuchtwiesen und mageren feuchten Mähwiesen, aber auch Aufforstungen in Wäldern.

## 17. *Ranunculus pygmaeus*<sup>20</sup>

WAHLENBERG 1812, Fl. Lapponica, 157. – Syn.: *R. tappeineri* BAMBERGER 1852, Flora (Regensb.) **35**: 625. – Zwerg-Hahnenfuß. – → **Abb. 27, 28.**

**Literatur.** BAUERT, M. R., M. KAELIN, P. J. EDWARDS & M. BALTISBERGER. 2007: Genetic structure and phylogeography of alpine relict populations of *Ranunculus pygmaeus* and *Saxifraga cernua*. Bot. Helv. **117**: 181–196. – COOPER, E. J. 2004: Out of sight, out of mind: thermal acclimation of root respiration in arctic *Ranunculus*. Arct. Alp. Res. **36**: 308–313. – HORTON, R. F. 1992: Submergence-promoted growth of petioles of *Ranunculus pygmaeus* WAHL. Aquatic Bot. **44**: 23–30. – SCHÖNSWETTER, P., M. POPP & C. BROCHMANN 2006: Rare arctic-alpine plants of the European Alps have different immigration histories: the snow bed species *Minuartia biflora* and *Ranunculus pygmaeus*. Molec. Ecol. **15**: 709–720. – TIKHMENEV, E. A. 1985: Pollination and self-pollinating potential of entomophilic plants in arctic and mountain tundras of the northeastern USSR. Soviet J. Ecol. **15**: 166–172.

Halbrosetten-Pleioikormstaude, (1,2–)4–5(–10) cm hoch. Wurzelstock mehr oder weniger knollig, kurz, braun beschuppt, mit zahlreichen sprossbürtigen Wurzeln. Stängel einfach oder ästig, aufrecht oder mehr oder weniger bogig aufsteigend, 1–2-blütig, spärlich mit längeren Haaren besetzt. Grundblätter 1–2(–4), mit breit weißhäutiger Scheide, nierenförmig bis breit herzförmig, tief in 3–5 nach oben etwas verbreiterte Lappen geteilt, kahl, 0,5–1,5 cm breit. Stängelblätter 1–2, das untere den Grundblättern gleichend, aber tiefer in 3–5 lineal-lanzettliche Abschnitte geteilt, das obere ähnlich oder mit einfacher, verkehrt-lanzettlicher Spreite, mit weißhäutigen, runden Blattöhrchen,

<sup>20</sup> *pygmaeus* lat. = zwergenhaft

am Rand zerstreut mit langen Haaren besetzt, sitzend. Blüte 5–10 mm im Durchmesser, Blütenstiel nach oben zunehmend mehr oder weniger zottig behaart. Kelchblätter 2–3,5 mm lang, eiförmig, hellbräunlich bis blassgelb, dünnhäutig, bewimpert oder kahl. Kronblätter hellgelb, eiförmig (→ Abb. 27), 1,5–3,5 mm lang, schwach ausgerandet, mehr oder weniger gleichlang wie die Kelchblätter oder etwas kürzer, am Grunde mit seicht taschenförmiger Nektarschuppe. Torus kahl. Sammelfrucht zylindrisch oder eiförmig mit zahlreichen Nüsschen (50–60). Nüsschen rundlich bis undeutlich nierenförmig, 1,0–1,4 × 0,8–1 mm, seitlich stark gewölbt, glatt, auf der Bauchseite ± gerade, auf der Rückenseite gewölbt. Fruchtschnabel länglich, an der Spitze etwas eingerollt (→ Abb. 27). – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: VII–VIII. Giftig!



Abb. 27 (links) | *Ranunculus pygmaeus*: Habitus, Kronblatt und Früchtchen. Nach J. DAMBOLDT

Abb. 28 | *Ranunculus pygmaeus*. Foto: F. HADACEK.



**Standort und Vergesellschaftung.** Sehr selten in Schneetälchen, an Gletscherrändern, auf schneewasserfeuchten Humusböden, Moränenhängen, kurzrasigen Stellen und Lawenzügen sowie humusreichen, feuchten Felsbändern. Charakterart des Polytrichetum sexangularis (Salicion herbaceae). In den Zentralalpen auf Silikat und Glimmerschiefer von etwa 1800 m (Krimmler Tauern) bis etwa 2700 m (Kraxentrager am Brenner, Tirol), in Südtirol am Eisjöchl bei Lazins in etwa 2700 m Höhe.

**Allgemeine Verbreitung.** Arktisch-alpine Pflanze. Grönland, arktisches Nordamerika: Alaska, Northwest Territories, Quebec, Nordostlabrador, Gaspé-Halbinsel, südlich in den Rocky Mountains bis Utah und Colorado, Arktisches Sibirien (einschließlich Nowaja Semlja, Neusibirische Inseln, Wrangel-Insel und Tschuktschen-Halbinsel), sibirische Gebirge vom Ostsajan bis zum Werchojansker Gebirge,

Kamtschatka. Isoliert in Zentraljapan und Südwestchina. In Europa in den arktischen Teilen, nördliches Skandinavien und südnorwegische Hochgebirge, Zentralalpen und Westkarpaten (Hohe Tatra). Nach phylogeographischen Studien von SCHÖNSWETTER et al. (2006) könnte die postglaziale Besiedelung der zentraleuropäischen Gebirge (Alpen, Hohe Tatra) von Sibirien aus (Tajmyr) erfolgt sein. BAUERT et al. (2007) stellten eine sehr geringe genetische Variabilität in den Populationen fest und erklären dies durch eine sehr starke Fragmentierung und Isolation der Reliktareale sowie durch Inzucht in den Populationen.

**Zonale Arealdiagnose:** (sm-temp//alp)EUR+ZSIB+WAM+b/(alp)-arct CIRC POL

**Verbreitung im Gebiet.** Fehlt in Deutschland und in Slowenien vollständig. In Österreich selten, in Tirol: Umgebung von Innsbruck (Roskogel, Horntalerjoch, Villergrube, Rosenjoch, Vennatal, Vennajoch und Kraxentrager am Brenner); in Salzburg: Altenberggraben in der Pöllagruppe, beim Kratzenbergsee im Hollersbachtal gegen die Pelnitzspitze; Grenze Salzburg/Südtirol: Westkärnten: Krimmler Tauern, Osttirol: Heiliggeistjoch, Umbaltörl, Hohe Tauern: Venediger, Felbertauern, Rottenkogel, Dorferalpe in Prägraten, Großglockner; Schleinitz: Trelebitschalpe an der Ostseite der Schleinitzspitze, Schöngrube. In der Schweiz nur in Graubünden im Unterengadin: Val Zeznina nahe den Macunseen, etwa 2600 m und nahe dabei unterhalb des Lai d'Arpiglias, Nordwestflanke des Piz Mezdi, Gem. Lavin, etwa 2600 m. In Italien in Südtirol: Spronertal (Val di Soprànes), Eisjöchl zwischen Pfosental (Val di Fosse) und Lazins, 2530–2840 m; Südhang des großen Gurgler Ferners, Pfaffenlücke in Taufers (Tures), Nevis und Göge bei Lappach (Lappago), 2600–2700 m, Schlern, Umgebung von Brixen (Bressanone): Val Selva dei Molini.

**Naturschutz und Gefährdung.** In Österreich ist die potenziell gefährdete Art teilweise geschützt. In der Schweiz ist die dort stark gefährdete Art regional gesetzlich geschützt. In Südtirol gefährdet.

**Fortpflanzungsbiologie.** Die Art ist sexuell (nicht apomiktisch, HÖRANDL et al. 2011). Die Fähigkeit zur autogamen Fortpflanzung (TIKHMENEV 1985) ist vermutlich für den Fortbestand der kleinen und räumlich isolierten Populationen in den Alpen von Bedeutung, führt jedoch zu reduzierter genetischer Variabilität.

**Variabilität der Art.** Im Gebiet wenig variabel; in Grönland und Nordamerika wurde eine var. *langeana* NATH. mit stärker geteilten, oft lang gestielten Grundblättern und einer zylindrischen Sammel Frucht unterschieden. Die Blattstiele verlängern sich oft bei submersen Pflanzen (HORTON, 1992). Die arktische Sippe *R. pygmaeus* subsp. *sabinei* (R. BR.) HULTÉN ist nach Auffassung nordamerikanischer Autoren (BENSON, 1940, WHITTEMORE, 1997, Fl. North America) eine eigene, polyploide Art mit größeren Blüten (*R. sabinei* R. BR.).

**Systematische Stellung.** Die Art gehört ebenso wie der *R. auricomus*-Komplex zur Sektion *Auricomus*. Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb dieser großen, in der ganzen Nord-Hemisphäre verbreiteten Sektion sind aufgrund der geringen genetischen Differenzierung der Arten und häufig auftretender Polyploidie und Hybridisierung sehr komplex (EMADZADE et al. 2015, siehe auch → **Abb. 1**). *R. pygmaeus* ist mit nordamerikanischen Arten nächst verwandt und hat dort das Verbreitungszentrum (EMADZADE et al. 2015).

Sektion *Flammula* (WEBB ex SPACH) L. BENSON18. *Ranunculus lingua*<sup>21</sup>

LINNAEUS 1753, Sp. Pl. 1: 549. – Syn.: *R. longifolius* LAM. 1778, Fl. Fr. 3: 189. – Zungen-Hahnenfuß. – Tafel 5, Fig. 45, 17, Fig. 1; → Abb. 29, 30.

**Literatur.** MEUSEL, H. (Ed.) 1960: Verbreitungskarten mittel-deutscher Leitpflanzen, 9. Reihe. Wiss. Zeitschr. Univ. Halle, Math.-Nat. 9: 200. – GALSTERER, S., M. MUSSO, A. ASENBAUM & D. FÜRNKRANZ 1999: Reflectance measurements of glossy petals of *Ranunculus lingua* (Ranunculaceae) and of non-glossy petals of *Heliopsis helianthoides* (Asteraceae). Pl. Biol. 1: 670–678. – JOHANNSON, M. E. 2009: Factors controlling the population dynamics of the clonal helophyte *Ranunculus lingua*. J. Veget. Sci. 4: 621–632. – JOHANNSON, M. E. & C. NILSSON 1993: Hydrochory, population dynamics and distribution of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua*. Journal of Ecology 81: 81. – LÖVKVIST, B. & U.-M. HULTGÅRT 1999: Chromosome numbers in south Swedish vascular plants. Opera Bot. 137: 1–42. – PARFENOV, V. I. & S. A. DMITRIEVA 1988: Kariologičeskaja kharakteristika predstavitelej flory sosudistykh rastenij Berezinskogo biosfernogo zapovednika. Zapov. Beloruss. Issled. 12: 3–8. – RYBKA, V. & M. DUCHOSLAV 2007: Influence of water depth on growth and reproduction of *Ranunculus lingua*. Belgian J. Bot. 140: 130–135.



Abb. 29 | *Ranunculus lingua*.

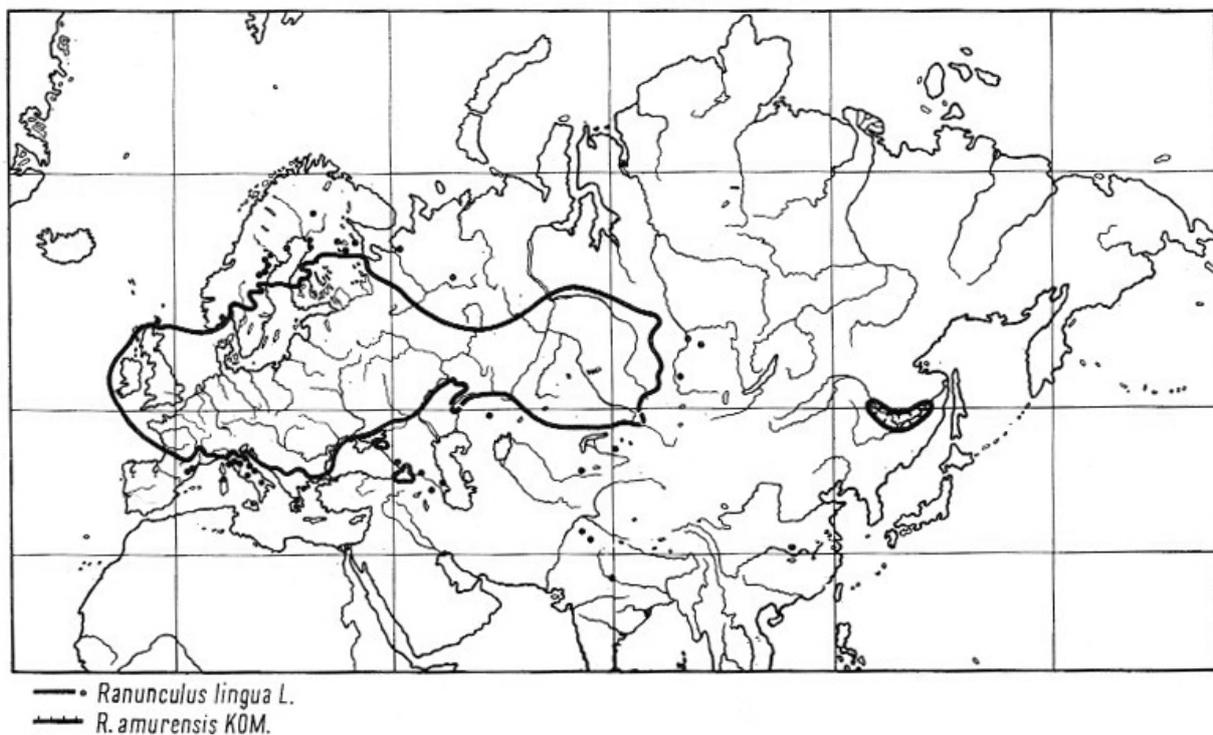
Foto: H. CHR. WEBER

Pflanze ausdauernd, (50–)60–120(–150) cm hoch. Wurzelstock gegliedert, dick-röhrig, wie der untere Stängelteil an den Knoten mit zahlreichen quirlständigen, sprossbürtigen Wurzeln, unterirdische, hohle, bis 80 cm lange Ausläufer treibend. Stängel aufrecht, kräftig, hohl, oben mehr oder weniger stark verzweigt, 1–5-blütig, kahl oder mehr oder weniger dicht angedrückt behaart. Grundständige Laubblätter lang gestielt, eiförmig oder verkehrt-eiförmig, mit herzförmiger, am Grunde stumpfer Basis, bis 20 cm lang und 8 cm breit; sich im Herbst und oft unter Wasser entwickelnd, vor der Blüte verwelkend. Stängelblätter kurz gestielt oder sitzend, zweizeilig, länglich-lanzettlich, mehr oder weniger spitz, ganzrandig oder schwach gezähnt, (15–)20–25 cm lang und (1,2–)2,5–3,5 cm breit, mit starkem Mittelnerv und parallelen Seitennerven. Alle Blätter kahl oder auf der Ober- und der Unterseite, besonders auf dem Mittelnerv, mit kurzen, angedrückten Haaren besetzt, derb. Blattbasen scheidig, stängelumfassend, hautartig. Blütenstiele kahl oder ± behaart, nicht gefurcht. Blüten 3–4(–5) cm im Durchmesser (größte Blüte von allen im Gebiet vorkommenden *Ranunculus*-Arten!). Kelchblätter breit-eiförmig, kahl oder außen mehr oder weniger angedrückt behaart, gelblich-grün. Kronblätter rundlich-eiförmig, 1–2 cm lang, goldgelb, glänzend, am Grunde mit taschenförmiger Nektarschuppe. Reife Sammelfrucht kugelig, Torus kahl. Nüsschen zahlreich, 2,5–3 × 1,9–2,2 mm, oval, kahl, ringsum berandet. Schnabel kurz, breit, an der Spitze ± hakig gebogen. – Chromosomenzahl: 2n = etwa 112, 2n = 128. – Blütezeit: VI–VIII. Giftig!

<sup>21</sup> *lingua*, lat. = Zunge, nach der Form der Blätter.

**Standort und Vergesellschaftung.** Zerstreut bis selten im Röhricht, auch in Großseggenbeständen, z. B. Cicuto-Caricetum pseudocyperi und Caricetum rostratae, an Ufern und in Gräben, auf flach mit stehendem oder träge fließendem Wasser überschwemmten, zeitweise auch trockenen, basenreichen, meist kalkarmen, mesotrophen, humosen Schlammböden, etwas sommerwärmeliebend, Phragmition-Charakterart. Gelegentlich auch in Erlen-Sumpfwäldern. Von der Ebene bis ins Hügelland bis (selten) in die subalpine Stufe. In den Alpen bis etwa 600 m.

**Allgemeine Verbreitung** (→ **Abb. 30**). Fast ganz Europa mit Ausnahme von Süd-, Mittel- und Nordwestspanien, Portugal, Sardinien (?) und Kreta, in ziemlich gleichmäßiger Breite hauptsächlich in der temperaten Zone von den Britischen Inseln bis zum Ural. Im Norden in Skandinavien bis 67° n. Br., im Südwesten selten in Nordostspanien (Katalonien, Aragon), im Süden selten in Italien, Sizilien, Sardinien (?), im Südosten: südliche Balkanhalbinsel, Griechenland, Westtürkei, Kaukasus. Im Osten bis zum oberen Jenissei in Westsibirien und in die Mongolei. In Mittelasien nur im Nordteil sporadisch. Westhimalaja (Kaschmir), Nord-Indien (?).



**Abb. 30** | Areal von *Ranunculus lingua* nach MEUSEL et al. (1965).

**Zonale Arealdiagnose:** (m)-sm-temp-(b)·(k<sub>2,3</sub>)EUR-WSIB

**Regionale Arealdiagnose:** (zentral-ostsubmed)-pont-mittieur-(scand)-süd-mittelsibir-(westhim)

**Verbreitung im Gebiet.** In Deutschland im Nordosten noch verbreitet, sonst zerstreut, in Rheinland-Pfalz, Hessen, Thüringen und Sachsen ziemlich selten, allgemein im Rückgang begriffen. In Polen in Pommern verbreitet, in Schlesien sehr zerstreut. In Tschechien vor allem in den Wärmegebieten, aufwärts bis 490 m. In Slowenien und in Österreich sehr selten, in allen Bundesländern außer Ost-Tirol. In der Schweiz besonders im Mittelland, selten in den Alpen und im Jura, meist kollin. In den italienischen Alpen selten, bis 600 m aufwärts.

**Naturschutz und Gefährdung.** Der Zungen-Hahnenfuß ist in Deutschland gefährdet und gesetzlich geschützt. Durch die zunehmende Entwässerung von Feuchtgebieten bzw. deren Eutrophierung sind die Bestände der Art immer mehr gefährdet. In Niedersachsen wird sie in zunehmenden Maße als beliebte Zierpflanze an Teichen und auch an neu angelegten Stillgewässern in der freien Landschaft gepflanzt. Das trifft auch für Frankreich zu. Dort ist die gefährdete Art im ganzen Land geschützt. In Lothringen wächst sie noch im Gebiet von Mosel und Maas. Auch in Österreich ist die stark gefährdete Art gesetzlich geschützt. In der Schweiz ist die verletzte Art gesetzlich geschützt. In Südtirol vom Aussterben bedroht.

**Variabilität der Art.** *Ranunculus lingua* variiert besonders in der Behaarung, der Blütengröße und der Blattform. Je nach Standort und Wassertiefe werden zahlreiche Modifikationen ausgebildet, denen kein großer systematischer Wert zukommt. An schwimmenden Sprossen sind die Blätter oval, bei nichtblühenden Pflanzen sind die grundständigen Blätter oval mit herzförmigem Grund. Experimentelle Untersuchungen von RYBKA & DUCHOSLAV (2007) zeigten eine große Plastizität der Art innerhalb der Wachstumsperiode und in Abhängigkeit von der Wassertiefe. Die höchste Anzahl an Sprossen und Blüten wird bei einer optimalen Wassertiefe gebildet, die in Mitteleuropa eher im seichteren Wasser, in Nordeuropa im tieferen Wasser liegt.

**Karyologie.** Die Art ist 16ploid (POGAN 1966, Acta Biol. Cracov. **9**: 32–33). Zählungen von  $2n = 128$  (GOEPFERT 1974, PARFENOV & DMITRIEVA 1988, LÖVKVIST & HULTGÅRT 1999) weisen auf eine Chromosomengrundzahl von  $x = 8$  hin. Die Art ist wegen der hohen Chromosomenzahl, unterschiedlicher Chromosomengrößen und der Zusammenlagerung der Chromosomen schwierig zu untersuchen. Es wäre sicherlich wünschenswert, Quantität und Qualität der Samen dieser hochploidigen Art zu untersuchen.

**Ökologie.** Die Art kann sich durch Rhizomfragmente in Fließgewässern ausbreiten (JOHANNSON & NILSSON 1993). Die Wachstumsraten vegetativ vermehrter Klone hängen sehr von der Position im Habitat ab. Herbivorie und Pilzinfektionen beeinflussen das Wachstum der Pflanzen im Zentrum, nicht jedoch im Randbereich einer Population, wo verstärkt abiotische Faktoren wirksam sind; die Wachstumsstrategien der Rhizome sind an diese Unterschiede angepasst (JOHANNSON 2009).

## 19. *Ranunculus flammula*<sup>22</sup>

LINNAEUS 1753, Sp. Pl. **1**: 548. – Brennender Hahnenfuß. – Tafel 5, Fig. 41, 17, Fig. 2; → **Abb. 31, 32, 33.**

**Literatur.** COOK, S.A. & M. P. JOHNSON, 1968: Adaption to heterogeneous environments. I. Variation in heterophylly in *Ranunculus flammula* L. *Evolution* **22**: 496–516. – FILIPESCU, G. 1970: Recherches anatomiques comparatives chez les espèces *Ranunculus flammula* L. et *R. lingua* L. Anal. Ştiinţ. Univ. „Al I. Cuza“ sect. II. Biol. **16**: 264–274 (rum., franz. Zusammenfassung). – GIBBS, P. E. & R. J. GORNALL 1976: A biosystematic study of the creeping spearworts at Loch Leven, Kinross. *New Phytol.* **77**: 777–785. – GORNALL, R.J. 1987: Notes on a hybrid spearwort, *Ranunculus flammula* L. × *R. reptans* L. *Watsonia* **16**: 383–388. – JOHNSON, M.P. 1966: Developmental flexibility and ecological amplitude in *Ranunculus flammula* L. Ph. D. thesis, Univ. Oregon, Eugene. – NOEL, F., M. C. BOISSELIER-DUBAYLE, J. LAMBOURDIERE, N. MACHON, J. MORET & S. SAMADI 2005: Characterization of seven

<sup>22</sup> *flammula*, lat. = Flämmchen, kleine Flamme, nach dem brennenden Geschmack des frischen Krautes.

polymorphic microsatellites for the study of two Ranunculaceae: *Ranunculus nodiflorus* L., a rare endangered species and *Ranunculus flammula* L., a common closely related species. Mol. Ecol. Notes 5: 827–829. – PADMORE, P. A. 1957: The varieties of *Ranunculus flammula* L. and the status of *R. scoticus* E.S. MARSHALL and of *R. reptans* L. Watsonia 4: 19–27.

Pflanze ausdauernd, bogig aufsteigend, aufrecht, seltener niederliegend, 8–50(–70) cm hoch (→ Abb. 31, 33). Stängel an den unteren Knoten (gelegentlich auch höher) noch Wurzeln treibend, zwischen den Knoten nicht bogig, hohl, meist stärker verzweigt, vielblütig, kahl oder mit wenigen kräftigen, angedrückten Haaren. Grundständige Laubblätter lang gestielt (2–7 cm), Spreite wenigstens doppelt so lang wie breit, dünn, lanzettlich bis breit eiförmig (recht variabel!), gewöhnlich am Grunde keilförmig oder abgerundet, 1–4(–7) × 0,3–2,5(–3,5) cm. Stängelblätter kurz gestielt, mit breiter, häutiger Scheide, meist mit schmal-lanzettlicher Spreite, ganzrandig mit einzelnen Zähnen, kahl oder selten angepresst behaart, parallelnervig. Blüten einzeln oder zu vielen, 0,7–1,8 cm im Durchmesser. Kelchblätter grünlich-gelb, eiförmig, rundlich, kahl oder außen behaart, den Kronblättern angedrückt. Kronblätter verkehrt-eiförmig, 4–8 mm lang, blassgelb-glänzend, am Grunde mit taschenförmiger Nektarschuppe. Torus kahl. Sammelfrucht kugelig. Nüsschen rundlich, etwa 1,5 mal so lang wie breit, 1,2–1,5 mm im Durchmesser, kahl. Schnabel sehr kurz, 1/5–1/10 so lang wie die Frucht, gerade. – Chromosomenzahl:  $2n = 32$ . – Blütezeit: V–IX (–X). Giftig!

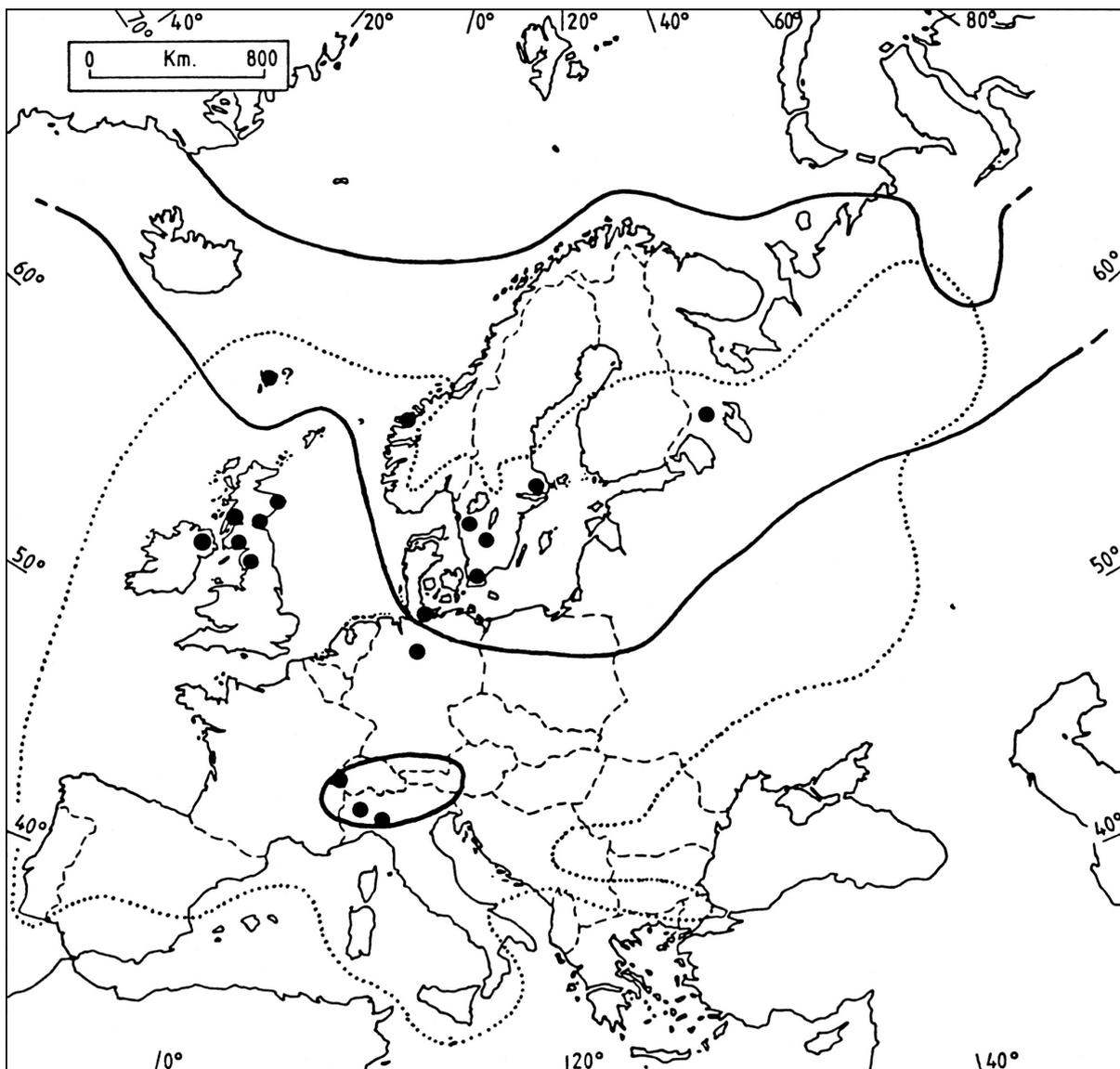
**Standort und Vergesellschaftung.** Häufig in Sümpfen, auf Sumpfwiesen, an Quellen, Ufern und Gräben, auf nassen, oft offenen, mehr oder weniger sauren, sandigen oder reinen Sumpfhumusböden, z. T. Erstbesiedler und Kriechpionier, in offenen Stör- und Initialgesellschaften des Carici canescentis-Agrostietum caninae, im Ranunculo repentis-Alopecuretum geniculati, im Agropyro-Rumicion oder Calthion, auch in Littorellion-Gesellschaften. Von der Ebene bis in die montane Stufe, selten in der subalpinen Stufe. In Graubünden (Ober-Engadin, Bever) bis 1690 m.



Abb. 31 | *Ranunculus flammula*. Foto: F. HADACEK

Im Gebiet nur die subsp. *flammula*. Beschreibung s. Art.

**Allgemeine Verbreitung** (*R. flammula* L. s. lat.) (→ **Abb. 32**). Fast ganz Europa, seltener im Mediterrangebiet. In Griechenland nur im Nordosten, in der Türkei nur in Nordarmenien und im Zentrum (Lykaonien), im Norden bis etwa 68° n. Br. in Norwegen, fehlt auf Island; auf den nördlichen Britischen Inseln (Schottland, Irland) durch die subsp. *minimus* (Ar. BENN.) PADMORE und subsp. *scoticus* (E. S. MARSHALL) CLAPHAM vertreten. Im Osten in einem breiten Streifen bis Kaukasus und Ural, in Sibirien und Nordturkestan bis auf wenige isolierte Fundorte fehlend (eingeschleppt?), im Gebiet von Murmansk adventiv. In Nordafrika (Marokko, Algerien, Tunesien). Im westlichen Nordamerika von British Columbia bis Kalifornien, im Osten nur vereinzelt: Neuschottland, Neufundland und St. Pierre and Miquelon. Verbreitungskarten: MEUSEL et al. (1965), JALAS & SUOMINEN (1989).



**Abb. 32** | Areal von *Ranunculus flammula* L. (.....), *Ranunculus reptans* L. (—) und *Ranunculus* × *levenensis* GORN. (●). Die Areale der ersten beiden Arten nach MEUSEL et al. (1965). Die Verbreitungsangaben des Bastards basieren auf gesehenen Herbarbelegen aus BM, E und LTR. Nach GORNALL (1987)

**Zonale Arealdiagnose:** (m)-sm//(mo)-temp-(b)·oz<sub>1-3</sub>EUR-(WSIB)+AM

**Regionale Arealdiagnose:** in Eurasien: west-zentralmed//(mo)-submed-mittel-(nord)eur-(westsibir)

**Verbreitung im Gebiet:** In allen Ländern verbreitet und meist ziemlich häufig, aber in den Trockengebieten und in den Alpen nur zerstreut.

**Naturschutz und Gefährdung.** In Deutschland ist die Art nicht gefährdet. In Österreich ist sie in den westlichen Alpenländern und im Pannonicum gefährdet. In der Schweiz ist die potenziell gefährdete Art regional gesetzlich geschützt. In Südtirol gefährdet.

**Systematische Stellung.** Die Art ist mit *R. reptans* nächst verwandt (→ **Abb. 1**) und gehört mit dieser zur weitverbreiteten Sektion *Flammula*.

**Variabilität der Art, Bastardierung.** *Ranunculus flammula* zeigt eine große phänotypische Plastizität. Je nach Standort bilden sich verschiedene Modifikationen heraus, die besonders im Habitus (Größe und Wuchsform) und Form und Ausbildung der Blätter sehr verschieden sein können. Nach GIBBS & GORNALL (1976) ist allein das Verhältnis von Frucht- und Schnabellänge charakteristisch für *R. flammula*, auch im Unterschied zu *R. × levenensis*, dessen Früchte wider Erwarten einen signifikant längeren Schnabel aufweisen. Auf Grund rein vegetativer Merkmale sind zahlreiche Sippen beschrieben worden, denen aber kaum ein systematischer Wert beizumessen ist (vgl. PADMORE 1957). Auch die genetische Variabilität innerhalb der Populationen ist sehr hoch (NOEL et al. 2005). Bemerkenswert wegen einer möglichen Verwechslung mit Formen von *R. reptans* L. ist die f. *gracilis* G.F.W. MEYER 1836, Chl. Han.: 23 (= var. *tenuifolius* WALLROTH 1882, Sched. Crit. I: 289): Stängel niederliegend, kriechend, 3–30 cm lang, zum größten Teil an den Knoten wurzelnd, Erstlings- und Folgeblätter recht klein, mit schmal-lanzettlicher bis lineal-lanzettlicher Spreite. Unterscheidet sich aber durch gerade Stängelglieder, unbewurzelte obere Stängelknoten und Früchtchen mit geradem Schnabel von *R. reptans*. Teilweise kann es sich bei Pflanzen dieser Sippe um Hybriden zwischen *R. flammula* und *R. reptans* handeln, wie PADMORE (1957) nach Untersuchungen an britischem Material vermutet, da der Pollen bei den betreffenden Pflanzen mehr als 10 % steril war. Allgemein dürfte in Gebieten, wo beide Arten vorkommen, mit dem Auftreten von Introgressionsformen zu rechnen sein (PADMORE 1957, z. B. im südlichen Schweden). Inzwischen liegen von GIBBS & GORNALL (1976) ausführliche Kreuzungsexperimente zwischen *R. flammula* (obligat fremdbestäubend) und *R. reptans* (partiell selbstbestäubend) vor, ausgehend von der Vermutung, dass die Pflanzen vom Loch Leven als Bastarde zwischen beiden Arten anzusehen sind. Nach ihren Untersuchungen waren diese mit künstlich erzeugten Bastarden identisch. Hinsichtlich der Pollenfertilität waren zwischen den einzelnen Arten, Bastarden und F1-Pflanzen keine nennenswerten Unterschiede festzustellen. Der Anteil fertiler Pollen war mit 88,5 % bei den F1-Pflanzen am niedrigsten, die Loch Leven „reptans“ hatten 89,7 % und die übrigen zwischen 91,2 und 92,7%, den niedrigsten Wert hatte *R. reptans* mit 79,8%. Sie diskutieren daher die Konsequenz, *R. reptans* nur im Range einer Unterart von *R. flammula* zu führen. In ähnlicher Weise hatte sich bereits HULTÉN (1958) geäußert, er vermutete, dass *R. flammula*-ähnliche Pflanzen des östlichen Nordamerikas (Neuschottland und Neufundland) Bastarde zwischen *R. reptans* und synanthropen (= eingeschleppten) Formen von *R. flammula* seien. WHITEMORE (1997 in Fl. Nordamerika 3: 121) führt *R. reptans* sogar nur als Varietät von *R. flammula* (*R. f.* var. *reptans* (L.) E.MEV.).

Von GORNALL (1987) ist der natürliche Bastard von Loch Leven (Schottland, östl. von Edinburgh), als *Ranunculus × levenensis* DRUCE ex GORNALL beschrieben worden, dem zahlreiche Populationen aus den nördlichen Teilen der Britischen Inseln zugeordnet wurden (Verbreitungskarte s. GORNALL 1987, → **Abb. 32**. Interessanterweise finden sich auf der dort vorgelegten Karte neben einigen Punkten aus dem französischen (s. hierzu TERRISSE 1988) und italienischen Bereich der Westalpen auch zwei

Verbreitungspunkte aus dem Gebiet der Flora von Mitteleuropa, jedoch ohne nähere Angaben. Aus der Karte lassen sich nur die Bereiche Hannover/Niedersachsen und Lübeck/Schleswig Holstein als mögliche Fundstellen wahrscheinlich machen. Es wäre daher sicherlich wünschenswert, wenn dem Bastard *R. × levenensis* im Gebiet der Flora nachgegangen werden könnte.

**Blüten- und Ausbreitungsökologie** *R. flammula* vermehrt sich sowohl vegetativ als auch generativ. Die Blüten sind weitgehend selbststeril. 50 % der Samen keimen unter Licht in 12 Tagen. Eine höhere Keimrate lässt sich durch eine trockene Lagerung bei 20 °C erzielen, und eine schnellere Keimung kann durch Vorbehandlung der Samen bei wechselnden Temperaturen um den Gefrierpunkt erreicht werden (GRIME et al. 1988).

**Bewurzelung.** Die Primärwurzel ist kurzlebig. Die sprossbürtigen Wurzeln erreichen nach dem Profil bei KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1992) eine Tiefe von 25 cm und einen Radius von 40 cm, sie leben wenig über ein Jahr.

**Volksnamen** Nach dem sumpfigen Standort, an dem häufig Egel vorkommen, heißt die Art Egelkraut (bayer. Schwaben), Ilkrut, Ilenblom, Ilenbläer (niederdeutsch: Il, 'Egel'), Egel-, Agelblumen (Gräfenhain b. Kamenz), vgl. auch Egelgras (*Narthecium ossifragum*). Andere Namen (sie gelten auch für verwandte Arten) sind Brennkraut (16. Jahrhundert), Jicht-, Gichtbläer (mit dem frischen Kraut werden gichtische Glieder eingerieben) (Nordwestdeutschland), Aufwuchs (Winterstein/Gotha), Wasserseym, Wassersemde (15. Jahrhundert).

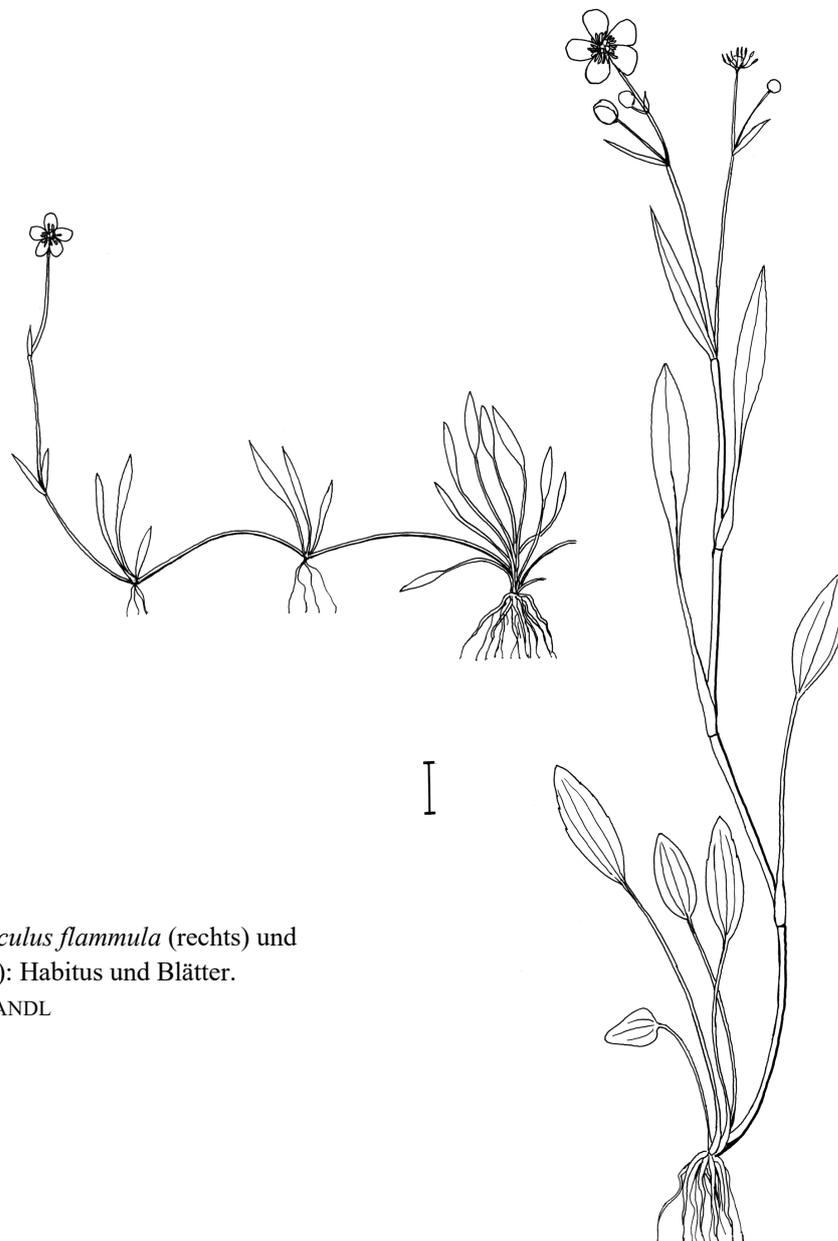
## 20. *Ranunculus reptans*<sup>23</sup>

LINNAEUS 1753, Sp. 1: Pl. 49. – Syn. : *R. flammula* L. var. *reptans* (L.) ROUY et FOUC. 1893, Fl. Fr. 1: 83; *R. flammula* L. subsp. *reptans* (L.) SYME 1863, Engl. Bot. 3. ed. 1: 34. – Ufer-Brenn-Hahnenfuß. – Tafel 17, Fig. 3; → **Abb. 32, 33.**

**Literatur.** FISCHER, M., R. HUSI, D. PRATI, M. PEINTINGER, M. VAN KLEUNEN & B. SCHMID 2000: RAPD variation among and within small and large populations of the rare clonal plant *Ranunculus reptans* (Ranunculaceae). *Amer. J. Bot.* **87**: 1128–1137. – LENSSEN, J. P. M., M. VAN KLEUNEN, M. FISCHER & H. DE KROON 2004: Local adaptation of the clonal plant *Ranunculus reptans* to flooding along a small-scale gradient. *J. Ecol.* **92**: 696–706. – PRATI, D., M. PEINTINGER & M. FISCHER 2016: Genetic composition, genetic diversity and small-scale environmental variation matter for the experimental reintroduction of a rare plant. *J. Plant Ecol.* **9**: 805–813. – PRATI, D. & B. SCHMID 2000: Genetic differentiation of life-history traits within populations of the clonal plant *Ranunculus reptans*. *Oikos* **90**: 442–456. – PRATI, D. & M. PEINTINGER 2000: Biological flora of Central Europe: *Ranunculus reptans* L. *Flora* **195**: 135–145. – TERRISSE, J. 1988: *Ranunculus reptans* L. existe-t-il dans les Pyrénées? *Le Monde Pl.* No. 433. – VANDENBERGHEN, C. & H. GUERRIAT 1977: Population of *Ranunculus reptans* in Valais (Switzerland). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* **110**: 17–19. – VAN KLEUNEN, M., M. FISCHER & B. SCHMID 2000a: Clonal integration in *Ranunculus reptans*: byproduct or adaptation? *J. Evol. Biol.* **13**: 237–248; 2000b: Costs of plasticity in foraging characteristics of the clonal plant. *Evolution* **54**: 1947–1955. – VAN KLEUNEN, M., M. FISCHER & B. SCHMID 2002: Experimental life-history evolution: Selection on the allocation to sexual reproduction and its plasticity in a clonal plant. *Evolution* **56**: 2168–

<sup>23</sup> *reptans* lat. = kriechend, wegen der Wuchsform

2177. – VAN KLEUNEN, M., J. P. M. LENSSEN, M. FISCHER & H. DE KROON. 2007: Selection on phenotypic plasticity of morphological traits in response to flooding and competition in the clonal shore plant. *J. Evol. Biol.* **20**: 2126–2137. – LENSSEN, J. P. M., M. VAN KLEUNEN, M. FISCHER & H. DE KROON. 2004: Local adaptation of the clonal plant *Ranunculus reptans* to flooding along a small-scale gradient. *J. Ecol.* **34**: 696–706. – WILLI, Y. 2009: Evolution towards self-compatibility when mates are limited. *J. Evol. Biol.* **22**: 1967–1973. – WILLI, Y. & M. FISCHER 2005: Genetic rescue in interconnected populations of small and large size of the self-incompatible *Ranunculus reptans*. *Heredity* **95**: 437–443. – WILLI, Y. & J. VAN BUSKIRK 2005: Genomic compatibility occurs over a wide range of parental genetic similarity in an outcrossing plant. *Proc. Roy. Soc. B* **272**: 1333–1338. – WILLI, Y., J. VAN BUSKIRK, B. SCHMID & M. FISCHER. 2007a: Genetic isolation of fragmented populations is exacerbated by drift and selection. *J. Evol. Biol.* **20**: 534–542. – WILLI, Y., M. VAN KLEUNEN, S. DIETRICH & M. FISCHER. 2007b: Genetic rescue persists beyond first-generation outbreeding in small populations of a rare plant. *Proc. Roy. Soc. B* **274**: 2357–2364.



**Abb. 33** | *Ranunculus flammula* (rechts) und *R. reptans* (links): Habitus und Blätter.  
Original E. HÖRANDL

Pflanze ausdauernd, niedrig (Wuchs rasenförmig), 5–20(–50) cm lang, kahl. Stängel fadenförmig (0,5–2 mm im Durchmesser), in ganzer Länge niederliegend. Stängelglieder bogig gekrümmt, an den Stängelknoten wurzelnd (→ **Abb. 33**). Blätter zu 3–5 in kleinen Büscheln an den bewurzelten Stängelknoten, schmal elliptisch, spatelförmig bis schmal elliptisch, seltener schmal lanzettlich, alle langgestielt, Spreite 12–52 mm lang und 1–4 mm breit, submerse Blätter ± linealisch, ohne oder mit sehr kurzem Blattstiel. Blüten meist einzeln (selten bis 3), 3–5(–10) mm im Durchmesser. Kelchblätter 3/5 so lang wie die Kronblätter, diese schmal verkehrt eiförmig, blassgelb, glänzend, am Grunde mit seicht taschenförmiger Nektarschuppe. Torus kahl. Sammelfrucht kugelig. Nüsschen eiförmig, 1,5–1,8 mm lang, kahl. Schnabel kurz, 1/3–1/4 so lang wie die Frucht, hakig gebogen. – Chromosomenzahl:  $2n = 32$  u.  $2n = 48$  (Nordrussland, nach JALAS & SUOMINEN 1989). – Blütezeit: VI–VIII. Giftig.

**Standort und Vergesellschaftung.** Ziemlich selten an Ufern, im Wasserschwankungsbereich, auf offenen, nassen, periodisch überschwemmten, mehr oder weniger nährstoff- und basenreichen (kalkarmen wie -reichen) humosen oder rohen, sandigen oder kiesigen Lehm- und Tonböden. Pionierpflanze z. B. im Deschampsietum rhenanae, Littorellietalia-Charakterart. *R. reptans* bevorzugt in edaphischer Hinsicht recht oligotrophe Standorte und zeigt eine deutliche Vorliebe für feinkörnige mineralische Böden (vergl. LUTHER 1951 in Act. Bot. Fenn. **50**: 222). Von der Ebene bis in die subalpine (vereinzelt alpine) Stufe. In den Alpen im Wallis bis 2188 m (Bonigsee), in Graubünden: Alp Bondo, Bernina, bis 2180 m. In Nordamerika (Colorado) bis 2850 m.

**Allgemeine Verbreitung** (→ **Abb. 32**). Als eurosibirisch-nordamerikanische Pflanze mit zirkumpolarer Verbreitung in Nordeuropa bis Island, Nordskandinavien, Nordsibirien, Alaska, West- und Ostgrönland, sehr lokal und vereinzelt in Zentraleuropa, Südeuropa (südlich bis nördliches Italien: z. B. Comer See, Lago Maggiore; Emilia) und Südosteuropa (nach PRATI & PEINTINGER [2000], südlichstes Vorkommen in Bulgarien). Das britische Material (Schottland, Seen-Distrikt) ist sehr wahrscheinlich der Bastard mit *R. flammula* (s. vorige Art). In Nordamerika südwärts bis Kalifornien. In Asien südwärts bis etwa 45° n. Br. (Mongolischer Altai).

**Zonale Arealdiagnose:** (sm)-temp/(mo)-b-(arct)CIRCPOL

**Verbreitung im Gebiet.** Zerstreut bis selten, in vielen Gebieten verschwunden, wohl häufiger mit der *f. gracilis* von *R. flammula* verwechselt. In Deutschland: Schleswig-Holstein, Südwest-Mecklenburg Schwarzwald (nach Schluchsee-Aufstauung verschollen), Steigerwald, im Ries, Bodensee. Alpenvorland (Chiemsee, Lödensee und Weitsee bei Ruhpolding). In Nordrhein-Westfalen nie sicher nachgewiesen. In Österreich in Oberösterreich Salzburg, Nordtirol und Vorarlberg: Bodenseeufer. In der Steiermark: Alt-Aussee. In der Schweiz zerstreut und ziemlich selten (außer Bodensee): z. B. Berner Oberland: Briener See, Thuner See. Graubünden: Albulagebiet, Ober-Engadin, Münstertal, Puschlav, Bergell. Wallis: Bettmeralp, Bonigsee, Gruben. In Italien in Südtirol, Venezia, Trentino, Lombardei und Piemont. Fehlt in Slowenien.

**Naturschutz und Gefährdung.** Der konkurrenzschwache Ufer-Hahnenfuß ist durch die Eutrophierung der Gewässer in Deutschland vom Aussterben bedroht, da die offenen, kiesigen, aber auch feinerdreichen Stellen im Spülsaumbereich der Gewässer zunehmend von konkurrenzstärkeren Pflanzen besiedelt werden. Die Art ist in Hamburg, Niedersachsen/Bremen, Sachsen-Anhalt (ob je ?) und Brandenburg ausgestorben und in Schleswig-Holstein, Mecklenburg-Vorpommern, Bayern und Baden-Württemberg vom Aussterben bedroht. In Österreich, Südtirol und in der Schweiz ist die Art stark gefährdet, in der Schweiz ist sie deshalb regional gesetzlich geschützt. In der Schweiz wird versucht, die Art an Seeufern wieder anzusiedeln, wobei die Erhaltung genetischer Variabilität eine große Rolle spielt (PRATI et al. 2016).

**Morphologie.** Nach den Untersuchungen von PRATI & PEINTINGER (2000) und BARYKINA & PUSTOVOYTOVA (1973, zitiert nach PRATI & PEINTINGER 2000) handelt es sich bei den Stolonen um niederliegende, nicht blühfähige Stängel, wobei anzumerken ist, dass auch die Blütenstängel sich nach der Blüte umlegen und an den Knoten sekundär bewurzeln und Tochterrosetten bilden können. Die Beobachtungen von SEREBRJKOVA (1981, zitiert nach PRATI & PEINTINGER 2000) unterstützen diese Sichtweise, denn sie konnte an den zentralen Rosetten sehr häufig eine Blütenentwicklung feststellen, was bei den mitteleuropäischen Pflanzen allerdings nicht zu beobachten ist. Nach der Wurzel- und Rosettenbildung an den Nodien sterben die gestreckten Internodien langsam ab, und nach erfolgter Überwinterung der Tochterrosetten entstehen während der nächsten Vegetationsperiode auch an diesen Stolonen. Nach der Bildung von 3–5(–10) gestreckten Internodien richten sich die Stolonen auf und bilden eine endständige Blüte oder eine monochasiale Infloreszenz mit 2–4 Blüten. Das Wachstum der Stolonen wird dann aus einer axillären Knospe des letzten bewurzelten Nodiums fortgesetzt.

**Ökologie.** *R. reptans* tritt bei seinen seltenen Vorkommen oft als dominante Art intakter, kiesiger Überschwemmungszonen auf und ist hier häufig mit *Littorella uniflora* vergesellschaftet und mit dieser ein Vertreter der Strandschmielengesellschaft (*Deschampsietum rhenanae*). Jährlich schwankende Wasserstände sind für den Fortbestand der Populationen und das Blühen der Pflanzen Voraussetzung, andernfalls schränken aufkommende Gräser (z. B. *Poa annua*, *Agrostis stolonifera*) deren Existenz und Ausbreitung ein. Die Blütezeit der Pflanzen richtet sich nach dem Wasserstand. Bei späterem Ansteigen im Mai, wie z. B. am Bodensee, können die Pflanzen bereits im Frühjahr das erste Mal zur Blüte gelangen. Andernfalls kommen die Pflanzen erst im Spätsommer zur Blüte. Bei Fortdauer der wechselnden Wasserstände kann die Blüte sogar ganz ausfallen. Vier Wochen nach dem Absinken des Wassers können die ersten Blüten erscheinen, und nach weiteren vier Wochen fallen bereits die Früchte aus. Nach PRATI & PEINTINGER (2000) ist *R. reptans* selbststeril, allerdings waren von 40 Genotypen zwei selbstfertil. Partielle Selbstkompatibilität kann durch die Limitierung von Kreuzungspartnern in kleinen, isolierten Populationen evolvieren (WILLI 2009). Als Bestäuber konnten im Frühjahr Fliegen der Familie *Syrphidae* beobachtet werden (Bestäuber der Spätsommerblüte sind nicht untersucht worden). Die Pollenfertilität beträgt in der Regel 90 %, aber niedrigere Werte bis zu 50 % sind möglich.

Eine Mykorrhizierung ist nicht festgestellt worden.

Die Art hat einen komplexen Lebenszyklus mit vegetativer und generativer Vermehrung. Mit Hilfe der Stolonen ist es möglich, dass an entsprechenden konkurrenzfreien Standorten Dutzende neuer Pflanzen entstehen. Diese klonale Vermehrung kann durch Sämlinge unterstützt werden, jedoch ist die Beobachtung von etablierten Sämlingen eher selten. Das Auskeimen ist im Bereich des Wellenschlages am Ufer zwar möglich, eine Etablierung der Sämlinge kann durch die Störungen jedoch eher als Ausnahme angesehen werden. Trockene Samen können bis zu 2 Wochen schwimmfähig sein, die Mehrzahl sinkt infolge Benetzung aber bereits in den ersten 48 Stunden. Nach PRATI & PEINTINGER (2000) keimen die Samen langsam und gleichermaßen bei Licht oder Dunkelheit; und zwar keimten 50 % innerhalb von 15 Wochen bei 20 °C nach erfolgter Stratifikation von 4 Wochen in kaltem Wasser. Allerdings ist nicht klar, ob die Samen zum Versuchsbeginn überhaupt keimfähig waren, da bei sehr vielen *Ranunculus*-Arten eine verzögerte, mehrmonatige Entwicklung des Embryos bis zum keimfähigen Sämling in der bereits abgefallenen Frucht zu beobachten ist (eine sog. morpho-physiologische Dormanz nach BASKIN & BASKIN [1998]).

**Variabilität der Art.** Die Art weist eine sehr hohe phänotypische Plastizität in den vegetativen Merkmalen auf, die durch die Überflutung, aber auch durch Konkurrenz am Standort ausgelöst wird (VAN KLEUNEN et al. 2007). Für generative Merkmale und sexuelle Fortpflanzung liegt eine positive Selektion vor (VAN KLEUNEN et al. 2002). *R. reptans* ist kleineren, schwächeren Formen von *R. flammula* recht

ähnlich und bildet wie diese Art eine Reihe von Standortmodifikationen aus (vergl. GLÜCK 1911, 1936). Neben der Landform kommt mit allen morphologischen Übergängen auch eine Wasserform bis in Wassertiefen von 40–100 cm vor, die stets steril bleibt und nach GLÜCK offenbar eine auf dem Primärblattstadium stehengebliebene Hemmungsbildung darstellt. Zur genetischen Variabilität dieser teilweise klonalen Pflanze liegen zahlreiche Untersuchungen vor. Die Fragmentierung von Populationen führt zu genetischer Drift und Verlust genetischer Variation in kleinen Populationen, aber auch zu divergierender Selektion für lokale Phänotypen. Durch reduzierte genetische Variation tritt Inzuchtdepression auf, während das Auskreuzen zwischen genetisch verschiedenen Populationen Heterosis-Effekte und einen positiven Effekt auf die Fitness hat (FISCHER et al. 2000, WILLI & FISCHER 2005, WILLI & VAN BUSKIRK 2005, WILLI et al. 2007). Diese Erkenntnisse werden auch in Experimenten zur Wiederansiedelung bestätigt (PRATI et al. 2016).

Hybriden sind wegen der unterschiedlichen Standorte im Gebiet nur selten anzunehmen (*R. flammula* in Niedermooren und Sümpfen, *R. reptans* an kiesigen Seeufem). Nach PRATI & PEINTINGER (2000) ist bisher nur eine Lokalität am Comer See bekannt, an der beide Arten vorkommen und demzufolge Hybriden möglich wären (s. auch *R. flammula* und → **Abb. 33**).

Weitere Arten der Sektion: die im Gebiet ausgestorbene, osteuropäische Art *Ranunculus lateriflorus* DC. kommt ebenfalls auf nassen Standorten vor. Sie unterscheidet sich von den anderen Arten durch die annuelle Lebensform und nur 2,5–3 mm große Blüten, die sitzend in den Stengelblattachsen entspringen. Früher in Österreich in Niederösterreich und im Burgenland im Gebiet vorkommend, Standorte um 1960 vernichtet.

## Sektion Echinella DC.

### 21. *Ranunculus arvensis*<sup>24</sup>

LINNAEUS 1753, Sp. Pl. 1: 555. – Acker-Hahnenfuß. – Taf. 5, Fig. 37-38, 17, Fig. 4; → **Abb. 34, 35**.

**Literatur.** BOT, J. & M. R. VAN DER SPOEL-WALVIUS 1968: Description of *Ranunculus repens* L. and *Ranunculus arvensis* L. pollen. Acta Bot. Neerl. 17: 173. – BURKILL, J. H. 1941: An ontogenetic analysis of *Ranunculus arvensis* L. J. Bot. 79: 121–131. – KÄSTNER, A., E. J. JÄGER & R. SCHUBERT 2001: Handbuch der Segetalpflanzen Mitteleuropas. Wien. – TERZIOGLU, S., A. YASAR, N. YAYLI, N. YILMAZ, S. KARAOGLU & N. YAYLI 2008: Antimicrobial activity and essential oil compositions of two *Ranunculus* species from Turkey: *R. constantinopolitanus* and *R. arvensis*. Asian J. Chemistry 20: 3277–3283.

Halbrosetten-Pflanze, einjährig (vorwiegend winterannuell), (15–) 20–60 cm hoch, mehr oder weniger kahl oder anliegend behaart. Stängel aufrecht, ästig, am Grunde nicht verdickt, vielblütig. Grundständige Laubblätter gestielt, am Grunde mit Scheide, die untersten einfach, breit-spatelförmig bis verkehrt eiförmig, an der Spitze grob gezähnt, die folgenden mehr oder weniger 3-teilig mit schmal-keilförmigen, oben 2–5-spitzigen oder 2–3-teiligen Abschnitten. Untere Stängelblätter kurz gestielt, die oberen sitzend, doppelt 3-teilig mit schmal-lanzettlichen, ganzrandigen oder ± eingeschnittenen Zipfeln, die obersten einfacher. Blätter kahl oder besonders die oberen angedrückt

<sup>24</sup> *arvensis* lat. = von arvom Ackerland, Saatfeld, nach dem Standort

behaart. Blütenstiele ± behaart, stielrund, nicht gefurcht. Blüten zahlreich (~5–50), 8–15 mm im Durchmesser. Kelchblätter eiförmig, gelbgrün, locker anliegend bis abstehend behaart. Kronblätter hellgelb bis grünlich gelb, verkehrt-eiförmig, am Grunde mit klappenförmiger Nektarschuppe, Torus behaart. Nüsschen 4–8, 6–7(–8) × 4–5 mm, seitlich zusammengedrückt, eiförmig, berandet, am Rand mit seitlich abstehenden, 2–4 mm langen, an der Spitze oft hakig gekrümmten Stacheln besetzt (→ **Abb. 35**), auch auf der Fläche mit kürzeren Stacheln besetzt oder mit stumpfen Höckerchen oder stachellos, dann nur netzig gerippt, z. T. mit Übergängen zwischen Stacheln und Höckern. Schnabel 1–3 mm lang, gerade oder an der Spitze oft ± gebogen. – Chromosomenzahl:  $2n = 32$ . – Blütezeit: V–VII. Giftig!

**Standort und Vergesellschaftung.** Zerstreut bis selten, aber gesellig in Getreideäckern (vor allem Winterfrucht), auf mäßig trockenen (frischen), nährstoffreichen und basenreichen (meist, aber nicht immer kalkhaltigen), mehr oder weniger basischen (bis schwach sauren), humosen, sandigen oder reinen Ton- und Lehmböden, Lehmanzeiger, Stellarietea mediae-Charakterart, vor allem im Caucalidion. Von der Ebene bis in die montane (subalpine) Stufe. In den Alpen vereinzelt bis 1900 m (Graubünden, Ober-Engadin), in Tschechien bis 620 m aufwärts.

**Allgemeine Verbreitung.** Fast ganz Europa (Schwerpunkt in Süd- und Mitteleuropa) mit Ausnahme des nördlichen Skandinaviens und des europäischen Russlands. In Irland, Norwegen, Finnland und im NW-europäischen Russland eingeschleppt. In Großbritannien nördlich von Perth und auf Irland erst neuerdings in Ausbreitung begriffen. Nordafrika von Marokko bis Ägypten, Südwestasien, Turkestan, Nordwestindien (Himalaja). In Amerika synanthrop im Osten: vereinzelt von Illinois und Kansas bis Louisiana und von New York bis Georgia. Westliches Nordamerika: Washington, Oregon, Idaho, Utah bis Kalifornien; Südamerika, Australien, Neuseeland. Verbreitungskarten: MEUSEL et al. (1965), JALAS & SUOMINEN (1989), KÄSTNER et al. (2001).

**Zonale Arealdiagnose:** m-sm·oz<sub>1-3</sub>-temp·oz<sub>1-2</sub>EUR-WAS

**Regionale Arealdiagnose:** med-or-(turcest-westhim)-pann-südatl-brit-zentraleur

**Verbreitung im Gebiet:** zerstreut bis selten, früher häufiger, durch verstärkte Unkrautbekämpfung und Aufgabe von Brache stärker zurückgehend, in manchen Gebieten, z. B. in Niedersachsen und im Schweizer Mittelland selten geworden und vielerorts verschwunden. In Deutschland noch in allen Bundesländern, besonders in den Kalkgebieten, im Norden und Südwesten zerstreut. In Österreich in allen Bundesländern (in Vorarlberg, Tirol, und Salzburg sehr selten und unbeständig). In Polen in Pommern und im ehemaligen Ostpreußen selten, in Schlesien zerstreut, ebenso in Tschechien (überall Archäophyt). In Südtirol ausgestorben, sonst in Norditalien häufig. In Slowenien überall verbreitet. Im Elsass verbreitet und stellenweise häufig.

**Naturschutz und Gefährdung.** Durch die veränderten Anbaumethoden in der Landwirtschaft (fehlende Brachezeiten, Herbizideinsatz sowie größere und dichtere Bestände) haben sich die Wachstumsbedingungen für den Acker-Hahnenfuß drastisch verschlechtert. Die Ackerstreifen-Programme zur Erhaltung der natürlichen Vielfalt helfen den bedrohten Arten und damit auch dem Acker-Hahnenfuß. Dennoch ist er in Deutschland gefährdet. Auch in Österreich ist *R. arvensis* gefährdet. In der Schweiz ist die verletzte Art regional gesetzlich geschützt. In Südtirol ausgestorben.

**Variabilität der Art.** *R. arvensis* variiert bemerkenswert in der Skulpturierung der Früchtchen, die bestachelt, mit stumpfen Höckern versehen, oder nur netzig gerippt sein können. Das Zentrum der Variabilität scheint in der Türkei zu liegen (vergl. DAVIS 1965, Fl. Turkey 1). Es sind eine Reihe von Sippen auf Grund der Ausbildung der Früchtchen beschrieben worden, denen aber kaum ein systema-

tischer Wert beizumessen ist, da nach DAVIS (1965) oft mehr als zwei Formen in einer Population auftreten, die zudem noch durch intermediäre Formen verbunden sein können.

Im Gebiet wurden neben der weitverbreiteten Typussippe var. *arvensis* mit mehr oder weniger langen Stacheln die beiden folgenden Sippen unterschieden: var. *tuberculatus* (DC.) KOCH 1835, Syn. Fl. Germ.: 18 (Syn.: *R. tuberculatus* DC., 1817, Syst. Nat. 1: 297): Früchtchen mit stumpfen Höckern besetzt, ohne Stacheln, und die var. *inermis* KOCH 1835, Syn. Fl. Germ.: 18 (Syn.: *R. reticulatus* SCHMITZ et REGEL 1841, Fl. Bonn.: 239; *R. arvensis* L. var. *reticulatus* (SCHMITZ et REGEL) ROUY et FOUC. 1893, Fl. Fr. 1: 112): Früchtchen auf den Seiten deutlich vorspringend netzig gerippt, ohne Stacheln und Höcker. Seltener als die vorige Varietät.



**Abb. 34** (oben) | Sammelfrucht von *Ranunculus arvensis*.  
Foto: M. BALTISBERGER



**Abb. 35** | Habitus von *R. arvensis*.  
Foto: F. HADACEK

**Systematische Stellung.** Die Art steht innerhalb der Gattung isoliert und weist mehrere Merkmale auf, die bisher bei anderen *Ranunculus*-Arten nicht beobachtet wurden: große, periporate, charakteristisch skulpturierte Pollenkörner (SANTISUK 1979), einen einzigartigen Karyotyp mit sehr heterogenen Chromosomen (GOEPFERT 1974), und eine fein-papillöse Oberflächenfeinstruktur der Nüsschen (REM-Fotos in EMADZADE et al. 2010; nicht zu verwechseln mit den makroskopisch sichtbaren Höckern oder Stacheln). Molekular-phylogenetische Untersuchungen trennen *R. arvensis* deutlich von anderen annuellen Arten ab, auch die iranische Art *R. pinardii*, die ebenfalls sehr große, mit einem hakigen Schnabel versehene Früchtchen aufweist, ist nicht mit *R. arvensis* nächst verwandt (vgl. → **Abb. 1**).

Daher wird die Art hier in einer monotypischen Sektion *Echinella* klassifiziert, wie es bereits von DAVIS (1960) vorgeschlagen wurde.

**Biologie.** Bewurzelung aus Primärwurzel und sprossbürtig, flach bis 20 cm tief (Wurzelprofil siehe KUTSCHERA 1960). Zeiger für temporäre Krumenvernässung (KÄSTNER et al. 2001). Bestäubung der Blüten durch Fliegen und Käfer, aber auch durch Selbstbestäubung. Früchtchen 30–300 pro Pflanze, nach 9 Jahren noch zu 57% keimfähig.

**Volksnamen.** Nach der Form der Blätter heißt die Art *Kraigenschocken* [zu Kraige ‘Krähe’ und Schocken ‘Fuß, Bein’] (Westfalen), *Grooves* [Krähfuß] (Wollmerschiedt/Rheingau), nach dem Aussehen der Blüte *Ackerstern* (Jena), *Reinel* [zu Reine ‘Reinel’ = niedriger Topf, Milchsüssel] (Schlesien). Die stacheligen, sich leicht an Kleider, Säcke usw. anhängenden Früchte verursachten Benennungen wie *Igel* (Bayer. Schwaben), *Hurnigeli* (Oberhallen/Schaffhausen), *Seißenhaken* [Sensen-] (Vorpommern), *Klebkraut* (Unt. Wupper), *Sackleib(e)* (Gegend von Tuttlingen, Baar), *Bubenläuse* (Mittelfranken), *Bettelläuse* (Jena; Königsberg/Unterfranken; Rhön), *Dûwelslûs* [Teufelslaus] (Göttingen), *Wölfe* (Bayer. Schwaben), *Spornradlen* (Braunau/Sudeten). Die Sammelfrüchte sind knäuelartig, daher *Chlöpf-Bolle(n)* (Zürcher Oberland), *Chnüle* (Schweiz). Weitere Namen sind *Brake* (Ries, Bayer. Schwaben), *Freds* (ebenso *R. repens*) (Niederhessen), *Furdigl* (schwäbisch), *Fu(r)dlu(e)g(e)*, *Furtluge* (Schwäb. Alb), *Kraigenwi(e)ten* (Westfalen), *Teufelsbit[-biss]* (Neunkirchen/Mörs), *Wasserschlaffe* (Bargen/Schaffhausen).

## Sektion *Ranunculus*

### 22. *Ranunculus acris*<sup>25</sup>

LINNAEUS 1753, Sp. Pl. 1: 554. – Syn.: *R. acer* auct. pl. – Scharfer Hahnenfuß. – Taf. 4, Fig. 34, 18, Fig. 3; → **Abb. 36–38**.

**Literatur.** BÖCHER, T. W. 1946: Some experiments to elucidate the influence of winter conditions on shoot development and floral initiation on various races of *Prunella vulgaris* and *Ranunculus acer*. Dansk Bot. Ark. 12: 1–16. – COLES, S. M. 1971: The *Ranunculus acris* L. complex in Europe. Watsonia 8: 237–261. – DELNEVO, N., A. PETRAGLIA, M. CARBOGNANI, V. VANDVIK & A. H. HALBRITTER 2018: Plastic and genetic responses to shifts in snowmelt time affects the reproductive phenology and growth of *Ranunculus acris*. Persp. Plant Ecol. Evol. Syst. 30: 62–70. – FRÖST, S. 1969a: The inheritance of accessory chromosomes in plants, especially in *Ranunculus acris* and *Phleum nodosum*. Hereditas 61: 317–326; 1969 b: The meiotic behaviour of accessory chromosomes in *Ranunculus acris*. Hereditas 62: 421–425. – HARA, H. & S. KUROSAWA 1956: Cytotaxonomical notes on the *Ranunculus acris* group in Japan. Bot. Mag. (Tokyo) 69: 345–352. – HARPER, J. L. 1957: *Ranunculus acris* L. (*R. acer* auct. plur.) in: Biol. Fl. Brit. Isles, J. Ecol. 45: 289–342. – HESS, H. 1953: (*Ranunculus acer* L. × *Ranunculus steveni* ANDRZ.) H. HESS, ein neuer Bastard aus dem St. Gallener Rheintale. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 63: 267–270. – HYLANDER, N. 1943: *Ranunculus acris* L. ssp. *friesianus* (JORD.) R. et F. Symb. Bot. Upsal. 7: 1–7. – LAMOUREAUX, S. L. & G. W. BOURDOT 2007: A review of the ecology and management of *Ranunculus acris* subsp. *acris* in pasture. Weed Research 47: 461–471. – MARSDEN-JONES, E. M. & W. B. TURRILL 1929: Studies in *Ranunculus*. I. Preliminary account of petal colour and sex in *Ranunculus*

<sup>25</sup> *acris*, lat. = scharf, nach dem brennenden, scharfen Geschmack der frischen Pflanze.

*acris* and *R. bulbosus*. J. Genet. **21**: 169–181; 1935: Studies in *Ranunculus*. III. Further experiments concerning sex in *Ranunculus acris*. J. Genet. **31**: 363–378; 1952: Studies in *Ranunculus*. IV. Additional experiments with *Ranunculus bulbosus* and *R. acris*. J. Genet. **51**: 26–31. – MURIN, A. & L. PACLOVA 2002: *Ranunculus altitatrencensis* - the tetraploid species from the complex of *R. acris* in the flora of the Vysoke Tatry Mts. Biologia **57**: 69–74. – ODAT N., G. JETSCHKE & F. H. HELLWIG 2004: Genetic diversity of *Ranunculus acris* L. (Ranunculaceae) populations in relation to species diversity and habitat type in grassland communities. Mol. Ecol. **13**: 1251–1257. – ØSTERBYE, U. 1975: Self-incompatibility in *Ranunculus acris* L. 1. Genetic interpretation and evolutionary aspects. Hereditas **80**: 91–112. – PARKIN, J. 1929: Dioecism in *Ranunculus acris*. Nature **123**: 568. – RABOTNOV, T. A. & N. J. SAURINA 1971: The density and the age composition of certain populations of *Ranunculus acris* L. and *R. auricomus* L. Bot. Jour. (Moskau) **56**: 476–484 (russ., engl. Zusammenfassung). – SENJANINOVA, M. 1926: Das Verhalten des Nucleus und der Trabanten während der somatischen Mitosen und der Reifeteilungen bei *Ranunculus acer* L. Zeitschr. Zellf. Mikrosk. Anatomie **3**: 417–430. – SÖDERBERG, E. 1934: Gynodioika blommor hos *Ranunculus acris* L. Bot. Tidskr. **28**: 469–470. – SOROKIN, H. 1924: The satellites of the somatic mitoses in *Ranunculus acris* L. Publ. Fac. Sci. Univ. Charles, Prague **13**: 1–15; 1927a: A study of meiosis in *Ranunculus acris*. Amer. J. Bot. **14**: 76–84; 1927b: Cytological and morphological investigations on gynodimorphic and normal forms of *Ranunculus acris* L. Genetics **12**: 59–83; 1927c: The chromosomes of *Ranunculus acris*. Amer. Nat. **61**: 571–574; 1927d: Variation in homoeotypic division in *Ranunculus acris*. Amer. J. Bot. **14**: 565–581. – WHYTE, R.O. 1929: Studies in *Ranunculus*. II. The cytological basis of sex in *Ranunculus acris* L. J. Genet. **21**: 183–191.

Rhizomstauden, (15–)30–70(–120) cm hoch. Wurzelstock kurz oder lang kriechend (→ **Abb. 36**). Stängel aufrecht, kahl oder locker anliegend bzw. abstehend behaart, am Grunde hohl, meist stark verzweigt und vielblütig. Grundständige Blätter langscheidig gestielt, Spreite ± handförmig 5–7-teilig, Segmente ei-keilförmig im Umriss, meist ± 3-spaltig, unregelmäßig eingeschnitten bis gesägt, zugespitzt, kahl bis dicht behaart. Stängelblätter den grundständigen gleichend, nur kleiner, die mittleren Stängelblätter einfacher, kürzer gestielt, die obersten sitzend, bis zum Grunde geteilt. Blütenstiele stielrund, nicht gefurcht. Blüten 18–25 mm im Durchmesser, aufrecht. Kelchblätter eiförmig, den Kronblättern angedrückt, sehr selten zurückgeschlagen, gelblich, anliegend behaart. Kronblätter 6–11 mm lang, rundlich, verkehrt-breit-eiförmig, meist goldgelb, glänzend, am Grunde mit kurzer Nektarschuppe. Torus kugelig, kahl. Nüsschen zahlreich (~20–50), rundlich, berandet, beiderseits etwas gewölbt, Schnabel sehr kurz, gerade oder etwas gebogen. – Chromosomenzahl:  $2n = 14, 28$ . – Blütezeit: V–IX (–X). – Frisch giftig!

**Standort und Vergesellschaftung.** Verbreitet in Wiesen und Weiden, auf kühlen, sicker- und grundfrischen bis feuchten, nährstoffreichen, neutralen bis mäßig sauren (nicht jedoch sehr sauren), humosen, steinigen, sandigen oder reinen Lehmböden, auch auf moorigen Böden, bis 50 cm tief wurzelnd (Wurzelprofil: KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1992). Nährstoffanzeiger, Wiesenaspekt bildend (Mai), optimal in Arrhenatherion-, Polygono-Trisetion- und Calthion-Wiesen, Molinio-Arrhenatheretea-Charakterart, selten im Mesobromion (Düngungsanzeiger) oder ruderal. Von der Ebene bis in die Gebirge (subsp. *acris*). Steigt in Südtirol (Schlern) bis 2530 m, am Stilsfer Joch (Höhenrekord für die Alpen) bis 2757 m, adventiv im Wallis bei mehreren Hütten oberhalb Zermatt bei 2582 m und 2616 m.

**Allgemeine Verbreitung** (*R. acris* s. lat.). Fast ganz Europa (fehlt Portugal, Sizilien, Süditalien). Im Norden verbreitet bis zum Nordkap, eingeschleppt auf Spitzbergen, Jan Mayen.

In Grönland vielleicht eingeschleppt (COLES 1971), nach WHITEMORE (1997) jedoch einheimisch. Im Süden in Nordspanien, Sierra Nevada, Korsika, Sardinien (?), ganz Italien (im Süden im Gebirge), Balkanhalbinsel bis Mazedonien, Gebirge von Nordgriechenland, Nordafrika (Marokko). Im Osten in

einem breiten Streifen bis zum Ob und Mittellauf des Jenissei; weiter im Osten bis Kamtschatka, Aleuten, Japan und Korea durch den nahe verwandten *R. japonicus* THUNB. (Syn.: *R. acris* subsp. *japonicus* [THUNB.] HULTEN) vertreten. Eingebürgert in Südafrika (Kapland), Neuseeland, Äthiopien, Nordamerika: Alaska bis Labrador, Gebiet der Großen Seen, südlich bis Kalifornien, Arizona, Kansas, Missouri, Alabama und Georgia. Verbreitungskarten: COLES (1971, Karten von Europa), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Zonale Arealdiagnose:** m/mo-sm-b-(arct)·(oz<sub>1-3</sub>)EUR-WSIB

**Regionale Arealdiagnose** (*R. acris* s. str., excl. subsp. *borealis* und *japonicus*, die im Nordosten bzw. Osten anschließen): submed/mo-westpont-mittel-nordeur-mittelsibir

**Verbreitung im Gebiet.** Siehe Unterarten.

**Naturschutz und Gefährdung.** Es liegen für beide Unterarten keine Angaben vor. In Deutschland ist die Art (bes. subsp. *acris*) nicht gefährdet. In Österreich ist die Verbreitung der Unterart *friesianus* ungenügend erforscht (s. unten!). Im östlichen Österreich ist die Unterart ein „Neubürger“ und selten. In der Schweiz dagegen sind beide Unterarten gesetzlich geschützt, aber nicht gefährdet. In Südtirol nicht gefährdet.

**Variabilität und systematische Stellung.** *Ranunculus acris* L. ist eine sehr polymorphe Art, die zusammen mit zahlreichen anderen nahe verwandten Arten einen taxonomisch schwierigen und weitverbreiteten Artenkomplex bildet. Während in Europa fast nur diploide Sippen mit  $2n = 14$  Chromosomen, abgesehen von vereinzelt gynodimorphen Cytotypen mit  $2n = 13, 14, 15, 16, 17$  (SOROKIN 1924, 1927a–d) und einigen anderen abweichenden Zahlen, auftreten, spielt bei der Differenzierung der asiatischen, speziell der japanischen Sippen Polyploidie ( $4x, 6x$ ) eine größere Rolle. Diese polyploiden Sippen, die sich alle durch den Besitz von langen, kriechenden Wurzelstöcken auszeichnen, stellen eventuell Allopolyploide dar und dürften polyphyletisch entstanden sein (HARA & KUROSAWA 1956). Molekular-phylogenetische Untersuchungen bestätigen, dass *R. japonicus* die Schwester-Sippe von *R. acris* ist (→ **Abb. 1**). Populationsgenetische Studien in Deutschland zeigen eine große genetische Variabilität innerhalb der Populationen, die sich auch standörtlich nach intensiv genutzten und mehr natürlichen Standorten differenziert (ODAT et al. 2004).

Nach COLES (1971) (ausführliche Synonymie siehe COLES, S.M. 1968: Systematics of the *Ranunculus acris* L. s. l. complex in Europe. Ph. D. Thesis. University of Leicester) gliedert sich der Komplex in Europa wie folgt:

*Ranunculus granatensis* BOISS. (SO-Spanien, Marokko)

*Ranunculus strigulosus* SCHUR (SO-Europa, Westrussland)

*Ranunculus acris* L. subsp. *acris* var. *acris* (s. unten)

*Ranunculus acris* L. subsp. *acris* var. *villosus* (DRABBLE) S.M. COLES (N-Schottland, Irland, Färöer-Ins., Island)

*Ranunculus acris* L. subsp. *acris* var. *pumilus* WAHLENB. (Fennoskandia, Island, Schottland)

*Ranunculus acris* L. subsp. *borealis* (TRAUTV.) NYMAN (NO-Europa, an den arktischen Küsten Russlands)

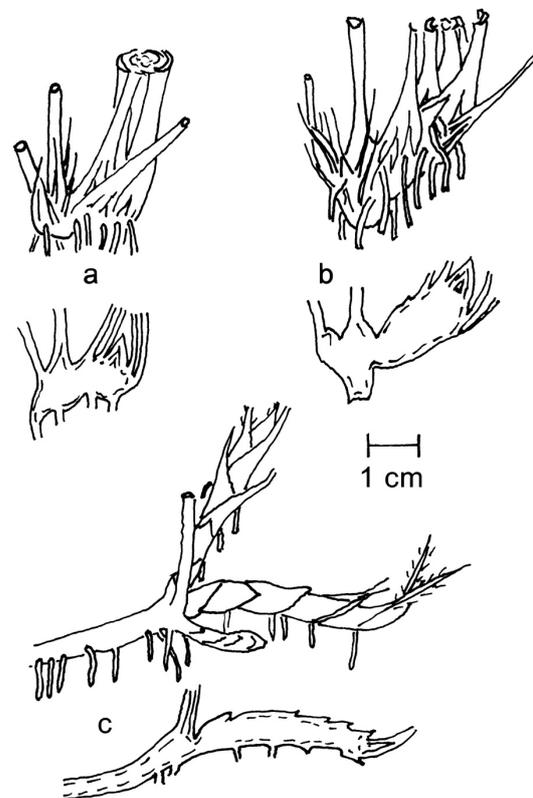
*Ranunculus acris* L. subsp. *friesianus* (JORD.) ROUY & FOUC. var. *friesianus* (s. unten)

*Ranunculus acris* L. subsp. *friesianus* (JORD.) ROUY & FOUC. var. *pyrenaicus* S.M. COLES (Südfrankreich)

Während das Erscheinungsbild von *R. granatensis* und *R. strigosus* jeweils relativ einheitlich und ihre Verbreitung relativ eingeschränkt ist, ist *R. acris* s. l. sehr variabel, zumal sich die zu unterscheidenden Sippen mit ihren Arealen überlappen und auch entsprechende intermediäre Formen ausbilden können. Messungen an Pollenkörnern und Schließzellen bei *R. granatensis* und *R. strigosus* zeigen in den meisten Fällen größere Werte als bei *R. acris* s. str. und lassen vermuten, dass es sich im Gegensatz zu *R. acris* s. str. bei beiden um polyploide Arten handelt (COLES 1971). Alle Arten mit langen Rhizomen innerhalb des *R. acris*-Komplexes in Europa scheinen sich in den montanen Regionen des südlichen Europas entwickelt zu haben (COLES 1971). Interessanterweise zeigt *R. acris* subsp. *friesianus* (mit langem Rhizom s. → **Abb. 36**) keine engeren Beziehungen zu *R. granatensis* und *R. strigosus* (beide Arten ebenfalls mit langem Rhizom), obwohl diese drei Arten zahlreiche Merkmalsübereinstimmungen aufweisen (COLES 1971).

Neben der weitverbreiteten Typusunterart subsp. *acris* kommt im Gebiet nur noch die subsp. *friesianus* (JORD.) ROUY et FOUC. vor.

Wichtigstes Unterscheidungsmerkmal ist der Wurzelstock (→ **Abb. 36**). Ein gestrecktes Rhizom bis 10 cm haben *R. granatensis*, *R. strigosus* und *R. acris* subsp. *friesianus* (allerdings muss betont werden, dass die apikale Knospe nicht in jedem Fall bereits im ersten Jahr einen derartigen Wurzelstock ausbildet!). Diese Sippen haben kleine Areale in den Gebirgen. Die übrigen Sippen haben einen kurzen, kompakten Wurzelstock (→ **Abb. 36 a, b**). Die Blätter zeigen eine auffällige saisonale Variation in der Spreitenausbildung; die Zerteilung der Blätter nimmt an der überwinterten Rosette zu, und das letzte Blatt vor der Bildung des ersten Blütentriebes ist das am stärksten zerteilte Blatt („Frühlingsblatt“, → **Abb. 37 a**) von allen in einer Vegetationsperiode gebildeten Blättern. Die nachfolgenden Blätter der Bereicherungstrieb, die aus den Achselknospen der „Frühlingsblätter“ entstehen, zeigen eine auffällige Diskontinuität; sie sind breiter gelappt und weniger tief geteilt („Herbstblatt“, → **Abb. 37 b**). Im allgemeinen sind die oberen, in der Regel kleineren und weniger zerteilten Stängelblätter den Basalblättern bezüglich Form und Größe ähnlich. Die Stängelhöhe (TUTIN & AKEROYD 1993) ist nur bedingt als Schlüsselmerkmal zu verwenden. Die Behaarung (Länge der Haare und Dichte) wechselt im Verlauf der Vegetationsperiode. Im Winterzustand fehlen Haare, ein Vergleich empfiehlt sich bei Pflanzen im Frühjahrsstadium und hier besonders an den Blattstielen oberhalb der Blattscheiden und am Stängelgrund. COLES (1971) konnte feststellen, dass die Behaarung mit der Ozeanität des Klimas zunimmt und ebenso südwärts bei Pflanzen montaner Regionen. Auch die Länge der Haare nimmt nach Westen zu. Andere Parameter zeigen jedoch keinerlei Korrelationen. So sind z. B. Haare an den Filamenten - entgegen früherer Annahmen - ohne jeden systematischen Wert. Ebenfalls ohne systematischen Wert ist die Länge der äußeren und inneren

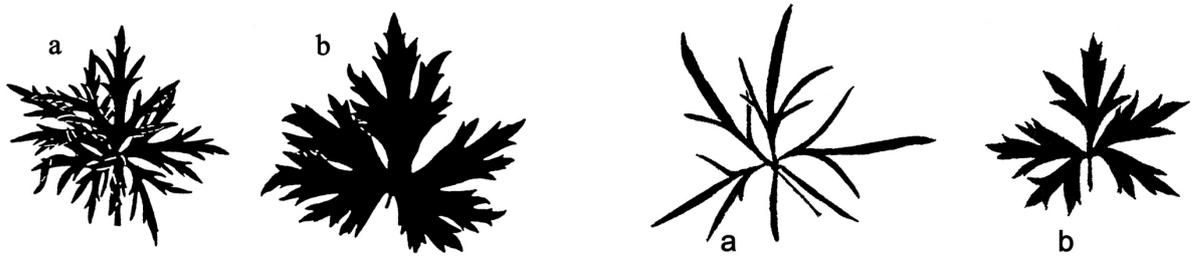


**Abb. 36** | Wurzelstöcke von *R. acris*, Aussehen im September, Ansicht und Längsschnitt:  
a – b *Ranunculus acris* subsp. *acris*; c *Ranunculus acris* subsp. *friesianus*. Nach COLES (1971)

Blütenhüllblätter, obwohl auch hier eine West-Ost-Tendenz festzustellen ist: die westlichen Sippen haben um 2–4 mm längere Kronblätter als die östlichen Sippen (gemessen allerdings an kultivierten Pflanzen). Fruchtgröße und Schnabelmerkmale (gerade, gekrümmt, lang und kurz) sind gleichermaßen variabel.

**Fortpflanzungsbiologie.** COLES (1971) konnte eindeutig nachweisen, dass alle Pflanzen von *R. acris* s. str. obligate Fremdbestäuber sind. Die Art hat ein gametophytisches Selbstinkompatibilitätssystem, das durch drei multiallelische S-Loci gesteuert wird (ØSTERBYE 1975). Dem entgegen steht die Einschränkung von GRIME et al. (1988), dass *R. acris* „oftenself-sterile“ sei. Nach diesen Autoren treten bei *R. acris* auch rein weibliche Blüten und apomiktische Populationen auf; letztere Angaben wären zu überprüfen. Hinsichtlich der Blütezeiten weist die Art eine große phänotypische Plastizität auf (DELNEVO et al. 2018).

**Keimungsökologie** *R. acris* bildet eine persistente Samenbank. Die Keimung erfolgt epigäisch im Herbst oder Frühjahr. 50 % der Samen keimen innerhalb von 41 Tagen.



**Abb. 37** (oben) | *Ranunculus acris*: a Frühlingsblatt; b Herbstblatt. Nach COLES (1971) an Pflanzen aus England

**Abb. 38** | Blattformen von *Ranunculus acris* s.l.: a *R. acris* subsp. *acris*, aus Ungarn; b *R. acris* subsp. *acris*, aus Österreich; c/d *R. acris* subsp. *acris*, aus England; e/f *R. acris* subsp. *friesianus* aus Südfrankreich. Nach COLES (1971)

### Schlüssel zum Bestimmen der im Gebiet verbreiteten Unterarten von *Ranunculus acris*

In den Introgressionsgebieten zwischen der subsp. *acris* und subsp. *friesianus* kommen zahlreiche intermediäre, fertile Formen vor, die sich nur schwer oder gar nicht bestimmen lassen (Süddeutschland, Westschweiz).

- 1 Rhizom kräftig, ± horizontal gestreckt, 3–10 cm lang (→ **Abb. 36 c**), Blätter an den vegetativen Trieben zweizeilig angeordnet. Blätter fast bis zum Grunde geteilt, Abschnitte eiförmig oder länglich (→ **Abb. 38 e, f**) ..... 2. subsp. *friesianus*
- 1\* Rhizom kurz, bis 1 cm lang (→ **Abb. 36 a, b**), Blätter an den vegetativen Trieben schraubig angeordnet. Blätter bis zum Grunde geteilt, Abschnitte schmal-linealisch bis länglich, spreizend (→ **Abb. 38 a–d**) ..... 1. subsp. *acris*

1. subsp. *acris* Syn.: *R. acris* var. *multifidus* DC. 1817, Syst. Nat. 1: 278; *R. boreanus* JORDAN 1847, Observ. Pl. Crit. 6: 19; *R. acris* L. subsp. *boreanus* (JORD.) SYME 1863 in SOWERBY, Engl. Bot. ed. 3(B) 1: 39. – Gewöhnlicher Scharfer Hahnenfuß. –

Rhizom kurz, bis 1(–3) cm lang, Blätter an den vegetativen Trieben schraubig angeordnet. Grundständige Blätter bis zum Grunde 3–5-teilig, Abschnitte noch mehrmals tief geteilt, meist schmal-linealisch, spreizend, sich deckend. Chromosomenzahl:  $2n = 14$ .

**Standort und Vergesellschaftung** s. *R. acris*.

**Verbreitung im Gebiet:** überall verbreitet und häufig. Im Süden und Südwesten Introgressionsformen mit der subsp. *friesianus*.

**Variabilität.** Im Gebiet nur die var. *acris* (COLES 1971) mit fein zerteilten Blättern. → **Abb. 38** vermittelt einen Eindruck tatsächlich anzutreffender Variationsbreite. Einige Merkmale zeigen eine west-östliche Verteilung der Variation in Europa. Westliche Pflanzen besitzen lange, abstehende oder zurückgebogene Haare an unteren Stängelteilen und den Blattstielen, dagegen kommen im Osten Pflanzen vor, deren Haare gewöhnlich kürzer und angedrückt sind. Außerdem haben die westlichen Pflanzen große Früchtchen, größere Kronblätter und häufiger breiter gelappte Blätter, sowie längere Wurzelstöcke. Die Form der Früchtchen und die Ausbildung des Schnabels sind sehr variabel und zeigen keine Tendenz von West nach Ost. Sehr häufig sind Abweichungen und Missbildungen im Blütenbereich (s. allgemeiner Teil zur Gattung), z. B. alle Übergänge von zwittrigen zu rein weiblichen oder seltener rein männlichen Blüten. TOMASZEWSKI (1959) fand bei polnischem Material von *R. acris* zwei verschiedene Karyotypen: einen Gebirgs-Typ mit 7 homologen Chromosomenpaaren und einen Tieflands-Typ mit 6 homologen Paaren und zwei isobrachialen Chromosomen unterschiedlicher Größe.

2. subsp. *friesianus*<sup>26</sup> (JORD.) SYME 1863, in SOWERBY, Engl. Bot. ed. 3(B) 1: 39. – Syn.: *R. friesianus* JORDAN 1847, Observ. Pl. Crit. 6: 17; *R. steveni* auct., non ANDRZ. ex BESSER; *R. nemorivagus* JORDAN 1864, Diagn. 74. – Fries' Scharfer Hahnenfuß. –

**Literatur.** MIREK, Z. 1991: *Ranunculus friesianus* (Ranunculaceae), a new representative of the *R. acris* complex in Poland. Fragm. Flor. Geobot. 35: 143–147.

Rhizom kräftig, 3–10 cm lang, mehr oder weniger horizontal kriechend (→ **Abb. 36 c**), Blätter an den vegetativen Trieben zweizeilig angeordnet. Grundständige Blätter fast bis zum Grund geteilt (→ **Abb. 38 e, f**). Abschnitte breit, rhombisch, nochmals bis auf 2/3 2–3-teilig, Zipfel grob gesägt, nicht spreizend und sich nicht oder selten überdeckend. Chromosomenzahl:  $2n = 14$ .

<sup>26</sup> Benannt nach dem schwedischen Botaniker ELIAS MAGNUS FRIES (1794–1878), Professor der Botanik in Uppsala, einem der Begründer der Pilz-Taxonomie.

**Standort und Vergesellschaftung.** Wie subsp. *acris*, besonders auch in Parkanlagen. In der Westschweiz meist in älteren Fettwiesen.

**Allgemeine Verbreitung.** Westspanien, im östlichen Frankreich und der westlichen Schweiz, Italien. Eingeführt mit Grassamen bis nach Norwegen und Schweden (in Dänemark und Schweden seit 1908 und in Finnland seit 1945 nachgewiesen), Südwestpolen, Tschechien, Mitteldeutschland. Heimisch in SW-Deutschland, Österreich, Ungarn, Rumänien, Bulgarien, Griechenland, Albanien. Mehrere Vorkommen in der Westukraine.

**Verbreitung im Gebiet.** Besonders im Südwesten: Elsass, Schweiz (hier bevorzugt im Mittelland), Südwestdeutschland (in Baden-Württemberg); weiters in Bayern (Franken), SW-Sachsen, S-Thüringen. Auch in Mitteldeutschland (Thüringen und Sachsen-Anhalt) eingeschleppt. Österreich (Vorarlberg, im Bodenseegebiet heimisch, weiter östlich in Wien und Umgebung eingeschleppt). Böhmen und Mähren (verschleppt mit Grassamen, besonders in Parks). Genauere Verbreitung ist noch festzustellen. Im Südwesten von Deutschland und in der Schweiz häufiger als die Typussippe.

**Variabilität.** Im Übergangsbereich mit *R. acris* subsp. *acris* treten häufig intermediäre Formen mit allen möglichen Ausbildungen von kurzen bis langen Wurzelstöcken auf. Im Gebiet nur die var. *friesianus* mit breit gelappten Blättern und nicht sehr feinen, immer angedrückten Stängelhaaren.

Als weitere Sippe aus dem *Ranunculus acris*-Formenkreis wurde für den Südosten des Gebietes irrtümlich *R. strigulosus* SCHUR 1860, Enum. Pl. Transs.: 17 (Syn.: *R. acris* L. subsp. *strigulosus* (SCHUR) HYLANDER 1943, Symb. Bot. Upsal. 7: 43; *R. malacophyllus* SCHUR 1866, Enum. Pl. Transs.: 16) angegeben. Diese Angaben beziehen sich auf *R. acris* subsp. *friesianus* (FISCHER et al. 2007). In Deutschland einige unbeständige (neophytische) Vorkommen (FlorKart, www.floraweb.de).

*R. strigulosus* ist verbreitet im südöstlichen Europa: Slowakei, Ungarn, Bulgarien, Rumänien, ehem. Jugoslawien, Polen, östliches und westliches europäisches Russland. Nordamerika (eingeschleppt?, vergl. BENSON 1941, Bull. Torrey Bot. Cl. 68: 159).

### 23. *Ranunculus lanuginosus*<sup>27</sup>

LINNAEUS 1753, Spec. Pl. 1: 554. – Wolliger Hahnenfuß. – Taf. 5, Fig. 44; → Abb. 39, 40.

Halbrosetten-Rhizomstaude, ausdauernd, (20–)30–50(–90) cm hoch, aufrecht, dicht abstehend und weich, 2–3 mm lang behaart. Rhizom kurz, mit dichtem Schopf sprossbürtiger Wurzeln. Stängel aufrecht, meist reich verzweigt, unten hohl, stielrund, vielblütig. Grundständige Laubblätter grün bis hellgrün, 3–5(–7)-spaltig, der mittlere Lappen am tiefsten eingeschnitten, mit breit-eiförmigen, unregelmäßig gelappten oder gesägten Abschnitten, Spreite 5–15 cm breit und meist ebenso lang, 10–15(–25) cm lang gestielt. Unterste Stängelblätter gleich den Grundblättern, die mittleren Stängelblätter einfacher, kürzer gestielt, die oberen sitzend, 3-teilig mit lanzettlichen Abschnitten. Alle Blätter dicht abstehend weichhaarig. Blütenstiele rund, ungefurcht, Blüten zahlreich (~10–40), aufrecht, (15–)20–30(–40) mm im Durchmesser. Torus kahl, kugelig. Kelchblätter abstehend, eiförmig, behaart. Kronblätter 7–16 mm lang, eiförmig, goldgelb, glänzend, mit klappenförmiger Nektarschuppe. Sammelfrucht kugelig. Nüsschen 3,5–4(–6) × 2–2,5 mm, eiförmig-rundlich, seit-

*lanuginosus* lat., von lanugo = Wolle, nach der Behaarung der Pflanze.



**Abb. 39** | *R. lanuginosus*: Blütenspross und Früchtchen (links oben reif, Mitte unreif, rechts Längsschnitt durch unreifes Früchtchen). Original: A. TRÖGER

lich abgeflacht, kahl mit undeutlichem Rand. Schnabel 0,5–1,5 mm lang, stark hakig gekrümmt, zuletzt eingerollt (→ **Abb. 39**). – Chromosomenzahl:  $2n = 28$ . – Blütezeit: V–VII. – Giftig.

**Standort und Vergesellschaftung.** Zerstreut in krautreichen Edellaubwäldern, Buchenmischwäldern und Schluchtwaldgesellschaften, gern in Hanglagen, in subalpinen Hochstaudenfluren, auch in Auen, auf sickerfrisch-feuchten, nährstoff- und kalkreichen, lockeren, schwach basischen bis neutralen, humosen, steinig oder reinen Ton- und Lehmböden, Schatten- und Mullboden-Pflanze mit Verbreitungsschwerpunkt in Fagion- und Tilio-Acerion-Gesellschaften, auch im Alno-Ulmion oder feuchten Carpinion. Fagetalia-Charakterart. Auch im Geo-Alliarion. Von der kollinen bis in die subalpine Stufe. In den Alpen (Graubünden, Flimsensteine bei Chur) bis 2020 m, in der Tatra bis 1770 m, in den Sudeten bis 1230 m.

**Allgemeine Verbreitung.** Verbreitet in Zentral- und Südeuropa. Im Westen bis Nordwestdeutschland. In Holland, Luxemburg, sowie auf den Britischen Inseln fehlend; in Belgien nur adventiv, im nordöstlichen Frankreich (fehlt in den Pyrenäen; Angaben beziehen sich auf *R. polyanthemos* subsp. *nemosus* DC.; vgl. GAUSSEN & LE BRUN 1961 in Bull. Soc. Bot. France **108**: 420–430). Im Norden bis Dänemark (fehlt auf den Inseln), Lettland, einige vorgeschobene Fundorte in Estland am finnischen Meerbusen. In Schweden eingebürgert, in Norwegen und Finnland adventiv. Im Osten in Polen verbreitet, selten in der Westukraine. Im Süden bis Sardinien, Sizilien; im Südosten Balkanhalbinsel bis Nordostgriechenland. Angaben aus dem europäischen Teil der Türkei bedürfen der Bestätigung. Angaben aus dem asiatischen Teil der Türkei beziehen sich auf die morphologisch ähnliche Art *R. constantinopolitanus* (DC.) d'URV. (ostmed-balc-cauc-iran, DAVIS 1965). Auch aus Baschkirien (isoliert am Fluss Belaja, Uralgebiet) angegeben. Verbreitungskarte: MEUSEL et al. (1965), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Zonale Arealdiagnose:** sm/mo-temp/(demo)·oz<sub>2</sub>EUR

**Regionale Arealdiagnose:** zentralsubmed/mo-subatl-zentraleur//demo-(westsarm)

**Verbreitung im Gebiet.** In Deutschland zerstreut bis ziemlich verbreitet, besonders im Mittelgebirge und den Voralpen im östlichen Teil des Gebietes. Im nordwestdeutschen Tiefland fehlend, in Rheinland-

Pfalz selten und nur im Osten, im westlichen Schleswig-Holstein selten, fehlt im Saarland. In der Schweiz bis in die subalpine Stufe überall verbreitet. In Böhmen und Mähren überall verbreitet, besonders kollin-montan. In Österreich in allen Ländern häufig, auch in ganz Slowenien und Norditalien sowie in Polen. Im Elsass nur aus dem Jura angegeben: Blochmont, Lucelle.



Abb. 40 | Grundblatt von *R. lanuginosus*. Foto: E. HÖRANDL

**Variabilität und Verwandtschaft.** *R. lanuginosus* ist im Gebiet wenig veränderlich. Die Art ist mit der *R. acris*-Gruppe nächst verwandt und zeichnet sich wie diese durch die Chromosomenrundzahl  $x = 7$  aus. Inwieweit *R. umbrosus* TEN. & GUSS. ( $2n = 16$ ; Südtalien, Silizien) einzuschließen ist, bleibt zu untersuchen (RAIMONDO et al. 1982: Inf. Bot. Ital. **12**: 313–314).

**Naturschutz und Gefährdung.** Im ganzen Gebiet nicht gefährdet.

Weitere Arten der Sektion: Die mediterrane Art *Ranunculus parviflorus* L. ist in der Schweiz im Gebiet des Genfer Sees sowie im Trentino an trockenen bis wechselfeuchten Ruderalstandorten mehrfach verwildert bis eingebürgert. Sie unterscheidet sich von anderen Arten der Sektion durch zurückgeschlagene Kelchblätter, kleine hellgelbe Blüten (Durchmesser 3–7 mm) und Früchtchen mit auf den Seiten borstentragenden Höckern. Von 25. *R. sardous* ist die Art durch niederliegenden Wuchs und dreispaltige Blätter (Mittelabschnitt nicht gestielt) zu unterscheiden.

## Sektion *Polyanthemos* (LUFEROV) MALACHA

### 24. *Ranunculus polyanthemos*<sup>28, 29</sup>

LINNAEUS 1753, Spec. Pl. 1: 554. – Vielblütiger Hahnenfuß. – Taf. 6, Fig. 49–52, 17, Fig. 6; → Abb. 41–44.

**Literatur.** AGAPOVA, N. D. & E. A. ZEMSKOVA 1983: Karyotype investigation of *Ranunculus polyanthemos* (Ranunculaceae). Bot. Žurn. **68**: 336–341. – ANDERSSON, H. 1958: Cytological and morphological observations in the genus *Ranunculus*. I. Bot. Not. **111**: 237–240. – BALTISBERGER, M. 1980: Die Artengruppe des *Ranunculus polyanthemos* L. in Europa. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **90**: 143–188; 1981a: Verwandtschaftsbeziehungen zwischen der Gruppe des *Ranunculus polyanthemos* L. und *R. repens* L. sowie Arten der Gruppen des *R. acris* L. und *R. bulbosus* L. Bot. Helv. **91**: 61–74; 1981b: Die Artengruppe des *R. polyanthemos* L., insbesondere *R. polyanthemoides* BOR., im Göttinger Wald (BRD). Ber. Bayer. Bot. Ges. **52**: 29–30; 1983: Die *Ranunculus polyanthemos*-Gruppe in Bayern – Taxonomie und Anmerkungen zur Verbreitung. Ber. Bayer. Bot. Ges. **54**: 107–115; 1988: Atlas Florae Europaeae notes. 8. New nomenclatural combinations within *Ranunculus polyanthemos*. Ann. Bot. Fennici **25**: 293–294. – BALTISBERGER, M. & H. HESS 1986: Zur Verbreitung von *Ranunculus polyanthemoides* BOR. und *R. nemorosus* DC. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **87**: 79–90. – BALTISBERGER, M. & A. LEUCHTMANN 1985: Ergänzungen zur Verbreitung einiger Gefäßpflanzen im Wallis. Bull. Murith. **103**: 103–113; 1990: Ergänzungen zur Verbreitung einiger Gefäßpflanzen im Kanton Graubünden. Bot. Helv. **100**: 17–27. – BERTSCH, K. 1951: Kritische Pflanzen unserer Flora. Jahresb. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg **106**: 46–68. – BÖCHER, T. W. 1958: Chromosome studies in the *Ranunculus polyanthemos* complex. Bot. Tidsskr. **54**: 160–166. – DUVIGNEAUD, J. & J. LAMBINON 1977: Une renoncule critique et méconnue de Belgique et des régions voisines: *Ranunculus polyanthemoides* BOREAU. Dumortiera **6**: 11–20. – GAMISANS, J. 1992: Contribution à l'étude du genre *Ranunculus* en Corse. Candollea **47**: 302–306. – GUTERMANN, W. 1960: Ein verkannter und übersehener Hahnenfuß in Bayern. Ber. Bayer. Bot. Ges. **33**: 23–26. – HEJNY, S. & B. SLAVIK 1988. Květena České Socialistické Republiky 1. Academia, Praha. – HESS, H. 1955: Systematische und zytogenetische Untersuchungen an einigen *Ranunculus*-Arten aus der *Nemorosus*-Gruppe. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **65**: 272–301. – JASINSKA, T. 1980: Karyological studies in *Ranunculus nemorosus* group. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. **22**: 21–35. – KORSCH, H. 1995: Die Arten der *Ranunculus polyanthemos*-Gruppe in Thüringen. Inform. Flor. Kart. Thüringen **8**: 9–15. – KRACH, J. & R. FISCHER 1979: Bemerkungen zur Verbreitung einiger Pflanzensippen in Südfranken und Nordschwaben. Ber. Bayer. Bot. Ges. **50**: 161–172. – LOPEZ GONZALES, G. 1985: Notas al género *Ranunculus*. Anal. Jardín Bot. Madrid **41**: 470–474. – PASSARGE, H. 1985: *Ranunculus serpens* SCHRANK im Thüringer Wald. Gleditschia **13**: 247–249. – LUNDQVIST, A. 1990: A postzygotically acting lethal gene linked to one of the 4 S-loci in *Ranunculus polyanthemos*. Hereditas **113**: 87–90. – PIGNATTI, S. 1982: Flora d'Italia. Volume primo. Edagricole, Bologna. – PRAGER, L. & H. R. SCHUWERK 1987: Die Verbreitung von *Ranunculus nemorosus* DC., *Ranunculus serpens* SCHRANK und *Ranunculus polyanthemophyllus* KOCH et HESS in der südlichen Frankenalb und den angrenzenden Gebieten. Ber. Bayer. Bot. Ges. **58**: 239–241. – REICHLING, L. 1959: Notes floristiques. Observations faites dans le Grand-Duché de Luxembourg en 1959. Soc. Nat. Luxemb. Bull. **64**: 3–52. – RÜHL, A. 1971: Floristische Notizen aus dem Weser-Leineberglande. Gött. Flor. Rundbr. **5**: 23–25; 1974:

<sup>28</sup> *polyanthemos* von griech. *polýs* = viel und *ánthos* = Blüte.

<sup>29</sup> Bearbeitet von M. BALTISBERGER, Zürich

Beobachtungen über das Auftreten einiger Kleinarten der *Ranunculus polyanthemos*-Gruppe im Weser-Leine- und im Hessischen Berglande. Gött. Flor. Rundbr. **8**: 106–108. – SCHWIER, H. 1915: Beobachtungen über das Vorkommen und die Formen von *Ranunculus polyanthemos* L. und *R. nemorosus* DC. auf der Weserkette. Jb. Westf. Prov.-Ver. Wiss. Kunst, Münster **43**: 45–50; 1922: Beitrag zur Kenntnis der pflanzengeographischen Verhältnisse des nordwestlichen Lippischen Berglandes. Ber. Naturwiss. Ver. Bielefeld **4**: 152–191. – UOTILA, P. 1986: Aholeinikki (*Ranunculus polyanthemos*) ei ole ongelmaton. Lutukka **2**: 41–42. – WINTERHOFF, W. 1963: Vegetationskundliche Untersuchungen im Göttinger Wald. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, II. Math.-Phys. Kl., Jg. 1962, Nr. **2**: 21–79; 1969: *Ranunculus nemorosus* DC. subsp. *serpens* (SCHRANK) TUTIN in Hessen und Südniedersachsen. Hess. Flor. Briefe **18** (205): 1–3. – WÖLDECKE, K. 1970: Zum Vorkommen von *Ranunculus nemorosus* DC. subsp. *serpens* (SCHRANK) TUTIN in Niedersachsen. Beitr. Naturk. Niedersachsen **22**: 3–6.

*Ranunculus polyanthemos* umfasst im Gebiet fünf Sippen, die als Arten in der Gruppe des *R. polyanthemos* oder als Unterarten von *R. polyanthemos* aufgefasst werden. Hier werden sie (wie bei JALAS & SUOMINEN 1989) als Unterarten behandelt: *R. polyanthemos* subsp. *polyanthemos*, subsp. *nemorosus*, subsp. *polyanthemoides*, subsp. *polyanthemophyllus* und subsp. *serpens*. Dazu kommen außerhalb des Gebietes noch die Taxa *R. meyeranus* RUPR. (von der Krim und dem Dnjepr an ostwärts), *R. polyanthemos* subsp. *thomasii* (TEN.) TUTIN (Mittel- und Süditalien) und *R. sylviae* GAMISANS (Endemit von Korsika; GAMISANS 1992) vor.

Gemeinsame Merkmale sind: Sommergrüne Halbrosetten-Rhizomstauden. Blütenstiele gefurcht, Blüten 2–3,5 cm im Durchmesser, Kelchblätter außen behaart, den breit-eiförmigen, glänzenden Kronblättern anliegend, am Grunde der Kronblätter eine von einer Schuppe bedeckte Nektardrüse vorhanden, Früchtchen (Nüsschen) kahl, berandet, seitlich abgeflacht, Torus behaart (Tafel 6, → **Abb. 49–52**). Die zur Unterscheidung der Taxa oft angeführten Behaarungsmerkmale an Stängel, Blattstielen und Blättern haben wegen der großen Variabilität keinen systematischen Wert. Cytologisch sind alle Sippen einheitlich diploid mit  $2n = 16$  Chromosomen, alle weisen den gleichen Karyotyp auf (BALTISBERGER 1980). Akzessorische Chromosomen wurden bei *R. polyanthemos* subsp. *polyanthemos* gefunden (ANDERSSON 1958, BÖCHER 1958). Alle Taxa sind selbststeril und obligat fremdbestäubend, es liegt ein 4-Locus System für Selbstinkompatibilität vor (LUNDQVIST 1990). Sie sind uneingeschränkt kreuzbar: Experimentelle Kreuzungen zwischen *R. polyanthemos* subsp. *nemorosus*, *R. polyanthemos* subsp. *polyanthemoides*, *R. polyanthemos* subsp. *polyanthemophyllus*, *R. polyanthemos* subsp. *polyanthemos*, *R. polyanthemos* ssp. *serpens* und *R. polyanthemos* ssp. *thomasii* ergaben intermediäre Bastarde der F<sub>1</sub>-Generation, Bastarde weiterer Generationen (bis F<sub>3</sub>) sowie Rückkreuzungen und Mehrfachbastardierungen zeigten alle Übergänge zwischen den einzelnen Taxa; alle experimentell erzeugten Bastarde waren voll fertil wie die Eltern (HESS 1955, BALTISBERGER 1980). Die nach der Blattform (→ **Abb. 42**), der Form der Fruchtschnäbel (→ **Abb. 43**), und dem Wuchs morphologisch recht gut getrennten Unterarten zeigen in Kontaktzonen häufig intermediäre Merkmale. Bastarde mit anderen Arten der Sektion (z. B. *R. bulbosus*, *R. repens*) konnten experimentell erzeugt werden, sind aber in der Natur wegen der stark reduzierten Vitalität und Fertilität selten (BALTISBERGER 1981a).

**Naturschutz und Gefährdung.** Im Prinzip sind die Taxa dieser Gruppe durch direkte Dezimierung nicht gefährdet. In gewissen Gebieten Mitteleuropas stoßen die Unterarten aber an die Grenze ihrer Verbreitungsgebiete. Dort sind sie naturgemäß selten und bilden kleine Populationen, die z. T. gefährdet sind. Ein weiteres Gefährdungspotenzial (neben der Verdünnung am Rand der Verbreitungsgebiete) sind Veränderungen der Vegetation wie z. B. Intensivierung der Nutzung von Grasland durch Düngung und häufige Schnittfolgen oder Brachfallen und Verbuschung vormals extensiv genutzter Wiesenflächen. Näheres siehe bei den Unterarten.

**Schlüssel zum Bestimmen der im Gebiet verbreiteten Unterarten von *Ranunculus polyanthemos***

Vorsicht bei intermediären Formen! Siehe auch → **Abb. 41, 42.**

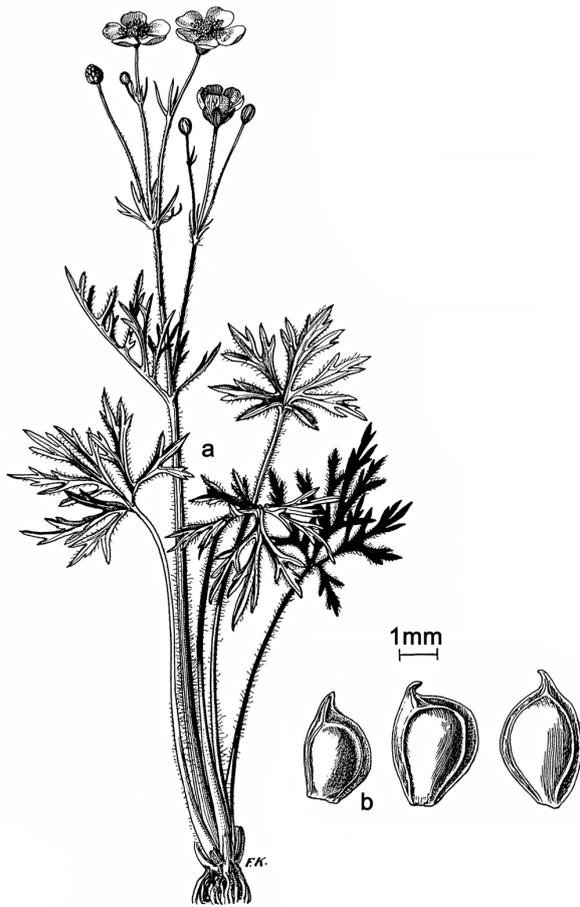
- 1 Stängel schief aufrecht bis niederliegend, in den Achseln der Stängelblätter schon während der Blütezeit Blattrosetten treibend, die sich später bewurzeln .....24 e. subsp. *serpens*
- 1\* Stängel aufrecht, in den Achseln der Stängelblätter nie sich bewurzeln- de Rosetten treibend .....2
- 2 Grundständige Blätter bis zum Grunde 3-teilig; Mittelabschnitt bis 1 cm lang gestielt, bis auf 1/5 3-teilig; Blattzipfel sich überdeckend .....3
- 2\* Grundständige Blätter tief, teilweise fast bis zum Grunde 3-teilig; Mittelabschnitt ungestielt, höchstens bis auf 1/3 3-teilig .....4
- 3 Fruchtschnabel kurz, bis 1/5 so lang wie das Früchtchen, gerade bis wenig gebogen .....24 a. subsp. *polyanthemos*
- 3\* Fruchtschnabel länger, 1/3 bis 1/2 so lang wie das Früchtchen, eingerollt.....24 b. subsp. *polyanthemophyllus*
- 4 Blattzipfel sich zum Teil überdeckend. Fruchtschnabel 1/5 bis 1/2 so lang wie das Früchtchen, gerade oder gebogen ..... 24 c. subsp. *polyanthemoides*
- 4\* Blattzipfel sich nicht überdeckend. Fruchtschnabel 1/3 bis 1/2 so lang wie das Früchtchen, eingerollt ..... 24 d. subsp. *nemorosus*

**24 a. subsp. *polyanthemos* – Vielblütiger Hahnenfuß. – Taf. 6, Fig. 49; → **Abb. 41, 42, 43.****

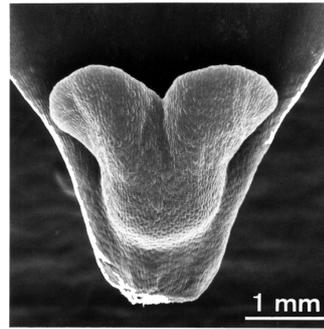
Sommergrüne Halbrosetten-Rhizomstaude, (25–)30–100 cm hoch. Stängel aufrecht, reich verzweigt, im unteren Teil meist dicht abstehend behaart, im oberen Teil anliegend behaart. Grundständige Blätter beiderseits locker bis dicht abstehend behaart, im Umriss 5–7-eckig, bis zum Grunde 3-teilig; Mittelabschnitt bis 1 cm lang gestielt, bis auf 4/5 3-teilig, Seitenabschnitt oft bis zum Grunde 2-teilig und die Teile nochmals tief geteilt; alle Teile mit unregelmäßig eingeschnittenen, schmal lanzettlichen bis parallelrandigen Abschnitten; Blattzipfel sich überdeckend. Untere Stängelblätter den grundständigen ähnlich, mittlere einfacher, obere bis zum Grund geteilt, mit schmal lanzettlichen, ganzrandigen Zipfeln. Blütenstand vielblütig. Kronblätter leuchtend gelb. Nüsschen 2–3 mm lang; Schnabel kurz, bis 1/5 so lang wie das Nüsschen, gerade bis wenig gebogen. Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: V–VII. – Giftig, wie auch die übrigen Unterarten.

**Standort und Vergesellschaftung.** In sonnigen Gebüschern, in lichten Eichen- (Kiefern-)Wäldern, in Wiesen und an Waldrändern, auf mäßig sommertrockenen bzw. wechselfrockenen, mäßig nährstoffreichen, basenreichen (oft kalkfreien), schwach basischen bis mäßig sauren humosen, sandigen oder reinen Lehm- und Tonböden, wohl Molinion-Art, auch in wechselfrockenen, subkontinentalen Waldgesellschaften der *Quercetalia pubescenti-petraeae* oder im *Geranion sanguinei*. Von der Ebene bis (sehr selten) in die subalpine Stufe.

**Allgemeine Verbreitung.** Osteuropäisch-asiatische Pflanze: westlich bis Südkandinavien, Dänemark, Deutschland, Österreich, Slowenien und Kroatien. Fehlt in Holland, Belgien, Luxemburg und Frankreich (DUVIGNEAUD & LAMBINON 1977) sowie in der Schweiz und Italien (BALTISBERGER & HESS 1986), auf den Britischen Inseln und in Nordskandinavien. Östlich bis Baikalsee und Turkestan. Verbreitungskarten: BALTISBERGER & HESS (1986), JALAS & SUOMINEN (1989).



**Abb. 41 (oben)** | *Ranunculus polyanthemos* subsp. *polyanthemos*: a Habitus; b Früchtchen.  
Original: A. TRÖGER



a



b



c



d

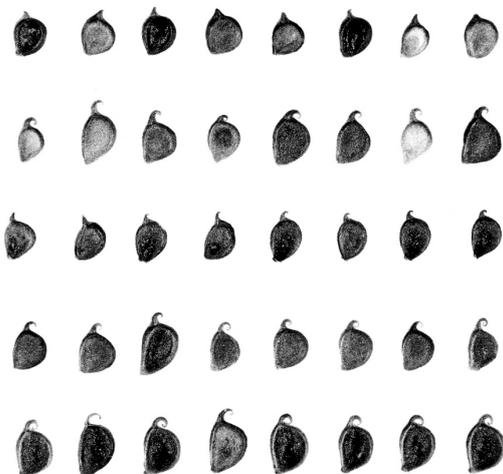


e



f

**Abb. 42** | Nektarschuppe und grundständige Blätter bei *Ranunculus polyanthemos* s.l.: a Nektarschuppe. Foto: C. WAGNER, REM-Labor, Bot. Inst. Universität Zürich; b *R. polyanthemos* subsp. *serpens*; c *R. polyanthemos* s.str.; d *R. p.* subsp. *polyanthemophyllus*; e *R. p.* subsp. *polyanthemoides*; f *R. p.* subsp. *nemorosus*.



**Abb. 43 (links)** | Reife Früchtchen von *Ranunculus polyanthemos* s.l.: Reihen von oben nach unten: 1. *R. polyanthemos* subsp. *polyanthemos*; 2. *R. p.* subsp. *polyanthemophyllus*; 3. *R. p.* subsp. *polyanthemoides*; 4. *R. p.* subsp. *nemorosus*; 5. *R. p.* subsp. *serpens*. Aus BALTISBERGER (1983)

**Zonale Arealdiagnose:** (m/mo)-sm-temp-(b)·(oz<sub>(2,3)</sub>)EUR-WSIB

**Regionale Arealdiagnose:**

(nordturcest-or//mo)-zentral-ostsubmed-zentraleur-sarm-mittel-zentralsibir-(scand-boreoross)

**Verbreitung im Gebiet.** Ziemlich selten (im Süden und Westen) bis zerstreut (im Norden). In Deutschland vor allem im Osten und im Norden, westwärts bis nach Nordostniedersachsen und Hessen, in Bayern nur im Nordosten, im nördlichen Baden-Württemberg selten im Norden und Osten, in Nord- und Mittelthüringen und in Sachsen-Anhalt zerstreut, in Sachsen besonders im Südosten, selten in Brandenburg, Mecklenburg-Vorpommern an der Ostseeküste, sonst selten, und in Schleswig-Holstein. In Österreich zerstreut bis selten in Oberösterreich, Steiermark und Kärnten, häufiger in Niederösterreich und Burgenland. In Tschechien in den wärmeren Gebieten Böhmens und Mährens, aufwärts bis 780 m. In ganz Slowenien außer dem submediterranen Küstengebiet.

**Naturschutz.** In Deutschland und in Österreich (regional) gefährdet.

#### 24 b. subsp. *polyanthemophyllus*<sup>30</sup>

(W. KOCH et HESS) BALTISBERGER 1988, Ann. Bot. Fennici **25**: 293. – Syn.: *R. polyanthemophyllus* W. KOCH et HESS 1955, Ber. Schweiz. Bot. Ges. **65**: 280; *R. serpens* SCHRANK subsp. *polyanthemophyllus* (W. KOCH et HESS) KERGUELEN 1987, Lejeunia **120**: 149; *R. nemorosus* DC. subsp. *polyanthemophyllus* (KOCH et HESS) TUTIN 1964, Feddes Repert. **69**: 53. – Schlitzblättriger Hahnenfuss. – Taf. 6, Fig. 51; → Abb. 42, 43.

Sommergrüne Halbrosetten-Rhizomstaude, 40–100 cm hoch. Stängel aufrecht, reich verzweigt, meist im unteren Teil zerstreut anliegend behaart, oben kahl werdend. Grundständige Blätter beiderseits fast kahl bis zerstreut behaart, im Umriss 5- bis 7-eckig, oft mit hellen Flecken, im Frühling und Frühsommer bis zum Grunde 3-teilig; Mittelabschnitt bis 1 cm lang gestielt, bis auf 4/5 3-teilig, Seitenabschnitte oft bis zum Grunde 2-teilig und die Teile nochmals tief geteilt; alle Teile mit unregelmässig eingeschnittenen, schmal lanzettlichen bis parallelrandigen Abschnitten; Blattzipfel sich überdeckend. Grundständige Blätter im Spätsommer weniger tief geteilt (ähnlich den Blättern von *R. polyanthemus* subsp. *nemorosus*). Untere Stängelblätter zum Teil den grundständigen ähnlich, kleiner, oder wie die oberen bis zum Grunde geteilt mit schmal lanzettlichen, ganzrandigen Zipfeln. Blütenstand vielblütig. Kronblätter leuchtend gelb. Nüsschen 2,5–4 mm lang; Schnabel 1/3 bis 1/2 so lang wie das Nüsschen, eingerollt. Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: V–VII.

**Standort und Vergesellschaftung.** Zerstreut, meist kollin, seltener montan bis subalpin. In Halbtrockenrasen oder wechsellackenen Riedwiesen, z. B. in Mesobromion-Gesellschaften mit *Molinia caerulea*. Föhrenwälder, sonnige Wegränder. Steigt im Wallis bei Mayens de Sion bis über 1000 m, bei Hohtenn auf 1070 m (BALTISBERGER & LEUCHTMANN 1985); im Albulagebiet (Surava bis über Bergün) zwischen 1070–1500 m, bei Davos auf 1590 m (BALTISBERGER & LEUCHTMANN 1990).

**Allgemeine Verbreitung.** Zentraleuropa: Schweiz, Süddeutschland, Österreich, Italien (Trentino, Bergamasker und Apuanische Alpen, Aostatal, Friaul), Slowenien. Westeuropa: Frankreich und Korsika, in Spanien zweifelhaft.

<sup>30</sup> *polyanthemophyllus*, nach *polyanthes* und griech. *phyllon* = Blatt; mit Blättern wie *polyanthes*

**Zonale Arealdiagnose:** sm/mo-(temp)·oz<sub>2</sub>EUR

**Regionale Arealdiagnose:** zentralsubmed-west-südalpisch-helv//mo-(südsubat1-herc)

**Verbreitung.** In Deutschland sicher nachgewiesen für Baden und Bayern, Rheinland-Pfalz, Südtüringen, nach Norden bis Südniedersachsen, isolierte Funde in Hessen und Süd- und Ostnordrhein-Westfalen. In der Schweiz vor allem in den Föhntälern und den zentralalpiner Tälern. In den italienischen Südalpen im Aostatal und in den Bergamasker Alpen (Val Brembana, Val Camonica). In Österreich in Vorarlberg, Tirol, Oberösterreich und Kärnten. In Slowenien nur im Voralpengebiet (Žejna dolina).

**Naturschutz.** In Deutschland gefährdet. In der Schweiz potenziell gefährdet. In Österreich gefährdet, in Südtirol stark gefährdet.

#### 24 c. subsp. *polyanthemoides*<sup>31</sup>

(BOREAU) AHLFVENGREN, 1901, in NEUMANN, SV. Fl. **502**. – Syn.: *R. polyanthemoides* BOREAU 1857, Fl. Centr. (ed. 3) **2**: 16; *R. serpens* SCHRANK subsp. *polyanthemoides* (BOREAU) KERGUELEN et LAMBINON, 1987, Lejeunia **120**: 149. – Schmalblättriger Hahnenfuß. – → **Abb. 42, 43**.

**Literatur.** BUTTLER, K. P. 1994: *Ranunculus polyanthemoides*-Gruppe, in: Vermischte Notizen zur Benennung hessischer Pflanzen. Botanik und Naturschutz in Hessen **7**: 48.

Sommergrüne Halbrosetten-Rhizomstaude, 40–100 cm hoch. Stängel aufrecht, reich verzweigt, fast kahl bis abstehend behaart. Grundständige Blätter beiderseits locker bis dicht abstehend behaart, im Umriss 5–7-eckig, teilweise fast bis zum Grunde 3-teilig; Mittelabschnitt höchstens bis auf 1/3 3-teilig, Seitenabschnitte tief, selten bis zum Grunde 2-teilig; alle Teile mit unregelmäßig eingeschnittenen, lanzettlichen bis rhombischen Abschnitten; Blattzipfel sich zum Teil überdeckend. Untere Stängelblätter zum Teil den grundständigen ähnlich, kleiner, oder wie die oberen bis zum Grunde geteilt mit schmal lanzettlichen, ganzrandigen Zipfeln. Blütenstand vielblütig. Kronblätter leuchtend gelb. Nüsschen 2,5–3,5 mm lang; Schnabel 1/5 bis 1/2 so lang wie das Nüsschen, gerade oder wenig bis hakig gebogen, selten eingerollt. Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: V–VII.

**Standort und Vergesellschaftung.** In mäßig feuchten bis mäßig trockenen Wiesen, in Gebüsch und lichten Wäldern, vor allem in der kollinen Stufe. Oft auch an anthropogen beeinflussten Stellen (z. B. Straßenböschungen).

**Allgemeine Verbreitung.** Mittel- bis osteuropäische Pflanze (fehlt in Russland): Nördlich (nur zerstreut) bis Südkandinavien, Dänemark (eher selten im Südwesten), westlich bis Holland, Belgien, Nord- und Mittelfrankreich, Österreich, östlich bis Südfinnland (nur zerstreut), Estland, Westukraine, Polen (nur im Westen), Rumänien, Balkanländer (eher selten), Bulgarien und Nordgriechenland. Verbreitungskarten: BALTISBERGER & HESS (1986), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Zonale Arealdiagnose:** sm/(mo)-temp-(b)·oz<sub>2</sub>EUR

<sup>31</sup> *polyanthemoides* griech., *oides* = Aussehen, dem *R. polyanthemoides* ähnlich

**Regionale Arealdiagnose:** zentralsubmed/(mo)-balc-carp-subatl-zentraleur-subboreoscand

**Verbreitung im Gebiet.** In Deutschland vor allem in Mittel-Deutschland, nördlich einer Linie Karlsruhe-Bayreuth recht verbreitet, südlich dagegen eher selten (fehlt im Saarland). Selten in Westbayern, im südwestlichen Baden-Württemberg, isoliert am Kaiserstuhl. Selten in Südostniedersachsen (z. B. Osnabrück), Südwestfalen, zerstreut in Hessen, selten in Thüringen und Sachsen-Anhalt. Fehlt weitgehend in Norddeutschland. In Österreich im Osten (Ober-, Niederösterreich, Burgenland). Fehlt im italienischen Alpenraum und in Slowenien. Angaben für die Schweiz sind zu überprüfen.

**Naturschutz.** In Deutschland gefährdet.

**Systematische Stellung.** *R. polyanthemus* subsp. *polyanthemoides* ist wahrscheinlich durch Bastardierungen von *R. polyanthemus* subsp. *polyanthemus* und *R. polyanthemus* subsp. *nemorosus* entstanden (BALTISBERGER 1980, BALTISBERGER & HESS 1986).

#### 24 d. subsp. *nemorosus*<sup>32</sup>

(DC.) SCHÜBLER et MARTENS 1834, Fl. Württemberg 362. – Syn.: *R. nemorosus* DC. 1817, Syst. Nat. 1: 280; *R. breyninus* auct., non CRANTZ 1763, Stirp. Austr. ed. 1, 2: 91; *R. serpens* SCHRANK subsp. *nemorosus* (DC.) G. LOPEZ 1985, Ann. Jard. Bot. Madrid 41: 470; *R. tuberosus* LAPEYROUSE 1813, Hist. Pl. Pyrénées: 320. – Wurzel der Hahnenfuß, auch Wald-Hahnenfuß oder Hain-Hahnenfuß. – Taf. 6, Fig. 50, 17, Fig. 6; → Abb. 42, 43.

Rhizomstauden, 20–80 cm hoch. Stängel aufrecht, reich verzweigt (bei kleinen Pflanzen wenig verzweigt), im unteren Teil fast kahl bis dicht anliegend bis abstechend behaart, im oberen Teil kahl bis anliegend behaart. Grundständige Blätter beiderseits locker bis dicht abstechend behaart, im Umriss 5-eckig, teilweise fast bis zum Grunde 3-teilig; Mittelabschnitt im Umriss rhombisch, nochmals höchstens bis auf 1/3 3-teilig, Seitenabschnitte grob gezähnt; Blattzipfel sich nicht überdeckend. Untere Stängelblätter zum Teil den grundständigen ähnlich, kleiner, oder wie die oberen bis zum Grunde geteilt mit schmal lanzettlichen, ganzrandigen Zipfeln. Blütenstand vielblütig, bei kleinen Pflanzen (v. a. in höheren Lagen) wenig-, selten auch 1-blütig. Kronblätter leuchtend gelb. Nüsschen 2,5–4 mm lang; Schnabel 1/3 bis 1/2 so lang wie das Nüsschen, eingerollt (Tafel 6, Fig. 50). – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: V–VII.

**Standort und Vergesellschaftung.** Selten bis ziemlich häufig in lichten, krautreichen Eichen- und Buchen-Mischwäldern, in Bergwiesen und Weiden, auf frischen, nährstoffreichen, meist kalkhaltigen, schwach basischen bis mäßig sauren, humosen, steinigen oder reinen Lehm- und Tonböden, Licht- und Halbschattenpflanze, in tiefen Lagen im Carpinion oder Alno-Ulmion, auch im Fagion, in höheren Lagen auch in Magerrasen oder Fettwiesen, z. B. im Molinion, Mesobromion, Nardion, Cynosurion (Alchemillo-Cynosuretum) oder Polygono-Trisetion. Von der Ebene bis in die Gebirge, steigt in den Alpen bis 2500 m (Tirol: Padaster bei Trins, Gschnitztal).

**Allgemeine Verbreitung.** Fast ganz Europa (fehlt auf den Britischen Inseln, sowie in Portugal, Ungarn, Slowakei und Finnland), nördlich nur bis Südwestdänemark, Südschweden (Gotland) und Baltikum, südlich bis Sardinien, Süditalien, Albanien, Mazedonien, Rumänien, Bulgarien und Griechenland, öst-

<sup>32</sup> *nemorosus* von nemus lat., Hain, nach dem Vorkommen der Pflanzen in Wäldern.

lich bis Polen, Ukraine, Transkaukasien, in Russland bis zum Ural. Verbreitungskarten: BALTISBERGER & HESS (1986), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Zonale Arealdiagnose:** sm/mo-temp·oZ<sub>1-3</sub>EUR

**Regionale Arealdiagnose:** submed/mo-südatl-zentraleur-sarm

**Verbreitung im Gebiet.** In Deutschland nördlich einer Linie Köln-Mittelthüringen-Südwestsachsen zerstreut bis selten, fehlend im nordwestdeutschen Tiefland, erloschen in Schleswig-Holstein. Südlich dieser Linie in den entsprechenden Bundesländern verbreitet bis häufig. In Österreich in allen Ländern häufig bis zerstreut, ebenso in Slowenien. In Polen in Schlesien zerstreut, im Ostseegebiet fehlend. In Böhmen und Mähren nicht selten, vor allem im Gebirge, aufwärts bis 1420 m.

**Variabilität.** *R. polyanthemos* subsp. *nemorosus* ist formenreich und variiert besonders in Behaarung und Größe der Pflanzen. Pflanzen hoher Lagen (z. B. Samnaun, Kt. Graubünden, 2200 m) sind klein und einblütig und sehen habituell ähnlich aus wie *R. montanus*.

#### 24 e. subsp. *serpens*<sup>33</sup>

(SCHRANK) BALTISBERGER 1988, Ann. Bot. Fennici **25**: 293. – Syn. *R. serpens* SCHRANK 1789, Baier. Fl. **2**: 101; *R. nemorosus* DC. subsp. *serpens* (SCHRANK) TUTIN 1964, Feddes Repert. **69**: 54; *R. polyanthemos* L. var. *radicescens* (JORDAN) HEGI 1912, Ill. Fl. Mitteleur. **3**: 560; *R. radicescens* JORDAN 1852, Pug. Pl. Nov. **2**. – Wurzelnder Hahnenfuß. – Taf. 6, Fig. 52; → **Abb. 44**.



**Abb. 44** | *Ranunculus polyanthemos* subsp. *serpens*: a Habitus; b Früchtchen. Original: A. TRÖGER

<sup>33</sup> *serpens* lat., kriechend, nach der Wuchsform der älteren Pflanzen.

**Legtriebstaude**, 2–3jährig, bis 30 cm hoch. **Stängel** zur Blütezeit schief aufrecht, später niederliegend, wurzelnd, bis 80 cm lang, wenig verzweigt, im unteren Teil dicht abstehend behaart, im oberen Teil anliegend behaart. Grundständige **Blätter** hellgrün, beiderseits dicht abstehend und weich behaart, im Umriss 5-eckig, höchstens bis zu 2/3 3-teilig; Mittelabschnitt und Seitenabschnitte rhombisch, grob gezähnt bis nochmals höchstens bis auf 1/2 geteilt; Blattzipfel sich nicht überdeckend. Untere **Stängelblätter** gleich wie die grundständigen; in den Blattachsen erscheinen schon während der Blütezeit weitere Blätter, die stängelständige **Rosetten** bilden, welche sich, wenn der Stängel niederliegt, bewurzeln; obere Stängelblätter bis zum Grunde geteilt mit schmal lanzettlichen, ganzrandigen Zipfeln. **Blütenstand** wenigblütig. **Kronblätter** dunkelgelb bis leicht orange (die Farbe verblasst an getrocknetem Material und ist dann etwa gleich wie bei den übrigen Taxa der Gruppe). **Nüsschen** 2,5–4 mm lang; **Schnabel** 1/3 bis 1/2 so lang wie das Nüsschen, eingerollt (Taf. 6, Fig. 52). **Chromosomenzahl**:  $2n = 16$ . – Blütezeit: V–VII.

**Standort und Vergesellschaftung.** Zerstreut in montanen und subalpinen, staudenreichen Mischwäldern oder Kniegehölz, auf sickerfrischen, nährstoff- und  $\pm$  basenreichen, kalkarmen wie -reichen, lockeren, steinigen oder reinen Lehmböden, Schatten- und Mullbodenpflanze, Charakterart des Aceri-Fagetum (Aceri-Fagion), auch in Adenostylion-Gesellschaften (z. B. Alnetum viridis); nie auf Wiesen. Von der Ebene bis in die subalpine Stufe. Alpen 2050 m.

**Allgemeine Verbreitung.** Europäische Gebirgs- und Mittelgebirgspflanze. Im Westen bis Spanien und Frankreich (fehlt in Portugal, den Niederlanden und auf den Britischen Inseln), im Norden bis Norwegen und Schweden (fehlt in Finnland), im Osten bis zu den Baltischen Ländern, Ukraine, im Süden bis zu den Balkanländern, Griechenland und Italien, Sardinien und Korsika. Karten: JALAS & SUOMINEN 1989; Euro+MedPlant Base.

**Zonale Arealdiagnose:** sm-(temp)//mo·oz<sub>2</sub>EUR

**Regionale Arealdiagnose:** pyr+mittelalpinisch-südsubatl//mo

**Verbreitung im Gebiet.** In Deutschland zerstreut in den Bergen von Süd- und Mitteldeutschland (z. B. südliche Frankenalb, Südschwarzwald, Allgäuer Alpen bis Berchtesgadener Alpen, Vorkarwendel bis Brauneckgebiet, Tegernseer Berge, auch Mittel- und Nordbayern, Bayerischer Wald), Südthüringen, Saarland, Rheinland-Pfalz, nordwärts bis Nordhessen, Westfalen und Südostniedersachsen: Göttinger Wald. In Österreich (Vorarlberg, Tirol, Steiermark), in der Schweiz (Jura, Voralpen und Alpen), in Italien (Südalpen; s. PIGNATTI 1982) und in Frankreich (Jura und Vogesen). In Tschechien nach HEJNÝ & SLAVÍK 1988 wahrscheinlich im Böhmerwald.

**Naturschutz.** In Deutschland gefährdet.

**25. *Ranunculus sardous***<sup>34</sup>

CRANTZ 1763, Stirp. Austr. Fasc. 2: 84. – Syn.: *R. philonotis* EHRHART 1783, Hannov. Mag. 17: 270; *R. parvulus* LINNAEUS 1767, Mant. Pl.: 79; *R. hirsutus* CURTIS 1821, Fl. Lond., Fasc. 2, t. 40; *R. pseudo-bulbosus* SCHUR 1859, Verhandl. Siebenb. Ver. Naturw. 10: 84; inkl. *R. sardous* subsp. × *atardi* (LAPEYR.) ROUY & FOUC. 1893, Fl. France 1: 108; inkl. subsp. *laevis* (SCHMALH.) N. BUSCH 1903, Fl. Cauc. crit. 3: 138; inkl. subsp. *philonotis* (EHRH.) BRIQ. 1910, Fl. Corse 1: 631; inkl. subsp. *intermedius* (POIRET) JAHANDIEZ & MAIRE, 1932, Cat. Pl. Maroc: 252. – Rauer Hahnenfuß, Sardischer Hahnenfuß. – → **Abb. 45**.

**Literatur.** GERBAULT, E.-L. 1920: Sur la constitution du phénotype *Ranunculus sardous*. Bull. Soc. Bot. France 20: 266–276. – HOLUB, J., J. MESICEK & V. JAVURKOVA 1972: Annotated chromosome counts of Czechoslovak plants (31–60) (Materials for "Flóra ČSSR" 3). Folia Geobot. & Phytotax. 7: 167–20.

Pflanze einjährig (sommer- oder winterannuell), im Habitus *R. bulbosus* sehr ähnlich, aber Stängel am Grund nicht verdickt, 10–40(–50) cm hoch, ± dicht abstehend bis zottig behaart, verkahlend. Stängel aufrecht, reich verzweigt, vielblütig. Grundständige Blätter mit breit scheidigem Stiel, 3-zählig bis 3-teilig. Mittlerer Abschnitt am längsten gestielt. Alle Abschnitte 3-spaltig bis 3-teilig mit unregelmäßig gesägt-gezähnten Zipfeln und spitzen Zähnen. Stängelblätter den Grundblättern ähnlich, kürzer gestielt, die oberen einfacher, mit schmal-lanzettlichen Zipfeln, sitzend. Alle Blätter ± abstehend bis zottig behaart. Blütenstiele gefurcht, abstehend oder anliegend behaart. Blüten 1–1,5(–2,5) cm im Durchmesser. Kelchblätter eiförmig, zugespitzt, am Rand mit langen Haaren besetzt, bei Öffnung der Blüte ganz zurückgeschlagen, abfallend. Kronblätter 5 oder mehr, eiförmig, 8–12 mm lang, blassgelb, am Grunde mit klappenförmiger Nektarschuppe. Torus behaart. Sammelfrucht kugelig. Nüsschen zahlreich, 2–4 × 2–3 mm, rundlich, seitlich zusammengedrückt, mit einem deutlich abgesetzten grünen Rand und bräunlichen Seitenflächen, glatt oder mit Höckerchen besetzt. Fruchtschnabel 0,4–0,7 mm lang, fast gerade (Abb. 45). – Chromosomenzahl: 2n = 16, 32. – Blütezeit: V–X. Giftig!

**Standort und Vergesellschaftung.** Selten in mehr oder weniger offenen Pionierfluren an Ufern, Acker-, Weg- und Grabenrändern, in zertretenen Nassweiden, auf feuchten (nassen), zeitweise überschwemmten oder staufeuchten, nährstoffreichen, schwach basischen bis mäßig sauren, humosen, rohen, sandigen oder reinen Tonböden, salztolerant, Feuchte- und Bodenverdichtungs-Zeiger, Pionierpflanze, Charakterart des Myosuro-Ranunculetum sardoii, auch in anderen Agropyro-Rumicion-Gesellschaften, ferner im Nanocyperion (z. B. Centunculo-Anthocerotetum). In der Ebene, selten in der montanen Stufe.

**Allgemeine Verbreitung** (*R. sardous* s. lat.). Fast ganz Europa von den Britischen Inseln (fehlt in Irland und in Portugal) nördlich bis Südschweden, aber nur selten adventiv darüber hinaus bis zu 58° n. Br., im Baltikum und im nördlichen Teil des europäischen Rußlands nur verschleppt; heimisch südöstlich bis zur Ukraine, Krim und Kaukasus. Im Westen von den Kanarischen Inseln, Madeira bis Nordafrika (Marokko, Algerien, Libyen, Tunesien) eingeschleppt in Amerika: östliches Kanada, östliche und mittlere U.S.A bis Texas, im Westen vereinzelt in Vancouver, Oregon, Nord-Kalifornien, auch in Australien und Neuseeland, Indien und Ostchina. Karte in Euro+Med PlantBase.

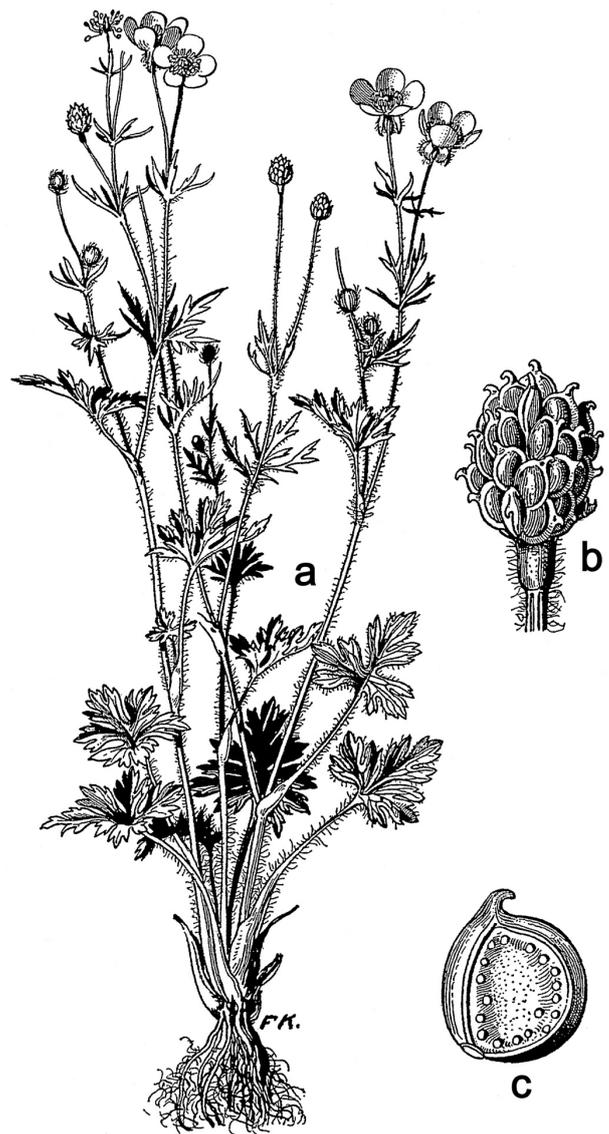
<sup>34</sup> *sardous*, lat. = sardisch, von Sardinien, oder von Sardes, Hauptstadt von Lykien (SW Türkei). Auch die Deutung von lat. *sardonius* = sardonisch, bitter wird angegeben. Herkunft des Namens unklar.

**Variabilität der Art.** *Ranunculus sardous* variiert erheblich in der Größe, der Dichte der Behaarung und dem Vorkommen und der Verteilung der Höckerchen auf den Seitenflächen der Nüsschen. Im Gebiet kommen sowohl Individuen mit glatten oder höckerigen Nüsschen vor, manchmal sogar innerhalb einer Population. HOLUB et al. (1972) geben eine ausführliche Beschreibung und unterscheiden nach den Fruchtformen zwei Unterarten (mit ausführlicher Synonymie). Der taxonomische Wert dieses Merkmals ist aber fragwürdig; eine Korrelation zur Länge des Fruchtschnabels, die ebenfalls beträchtlich variieren kann, ist im Gebiet nicht festzustellen. Daher werden hier in Übereinstimmung mit TUTIN & AKEROYD (1993), Flora Eur. I, 2. Aufl., keine infraspezifischen Taxa, die auf diesen Merkmalen beruhen, unterschieden. Eine Revision der infraspezifischen Taxonomie sollte erst nach umfassenden morphometrischen und molekularen Untersuchungen sowie nach Typisierung des Artnamens erfolgen. Nach DAVIS (1960) ist die in Transkaukasien nach der Flora USSR zu *R. sardous* (= *R. pseudobulbosus*) gezogene Sippe *R. bulbosus* subsp. *aleae*. Die Angaben aus der Türkei für *R. sardous* sind sicher falsch (DAVIS 1960).

**Zonale Arealdiagnose:** m-temp·oz<sub>(1)-(3)</sub>EUR

**Regionale Arealdiagnose:** iber-zentralmed-pannsüd atl-brit-subatl-zentraleur

**Verbreitung im Gebiet.** In Deutschland im allgemeinen zurückgegangen und recht selten. In Thüringen noch mehrfach im Osterland, vereinzelt südlich von Nordhausen und östlich von Gotha, im Thüringer Becken, in der Unstrut- und Werra-Aue und in Grabfeld. In Sachsen auf lehmigen Äckern und an Ruderalstellen sehr zerstreut, besonders im Nordwesten, aber auch noch an der Elbe, in der Lausitz und im Gebiet der oberen Elster. In Sachsen-Anhalt auf feuchten, salzbeeinflussten Weiden und an Wegrändern z. B. im nordöstlichen Harzvorland bei Sülldorf, Schwanebeck und im Hakel. Sonst im Binnenland meist unbeständig und adventiv (Güterbahnhöfe), vereinzelt. Früher angegebene Fundorte (oft an Salzstellen) wohl weitgehend erloschen. In Niedersachsen nur noch in der küstennahen, jungen Seemarsch an Unterems, Unterweser, unteren Elbe, bei Lauenburg und zwischen Hitzacker und Schnackenburg an der Elbe. In Mecklenburg-Vorpommern und in Schleswig-Holstein zerstreut. In Süddeutschland selten, vor allem in Franken. Zerstreut in der Oberrheinebene. In Österreich häufiger im pannonischen Gebiet, im Süd-Burgenland und in der Süd-Steiermark bis ins östliche Kärnten, seltener im Alpengebiet und im Vorland nördlich der Alpen. In der Schweiz nur noch selten. In Italien in Südtirol (Meran, in neuerer Zeit nicht mehr) und italienische Südalpen: meist nur verschleppt. In Slowenien und Tschechien zerstreut, ebenso im westlichen Polen (Schlesien und Pommern; östlich davon häufiger). Zerstreut in Böhmen und Mähren.



**Abb. 45** | *Ranunculus sardous*:  
a Habitus; b Sammlerfrucht; c Früchtchen.  
Nach J. DAMBOLDT

**Naturschutz und Gefährdung.** Durch die intensiv betriebene Landwirtschaft haben sich potenzielle Wuchsorte des Rau-Hahnenfußes zunehmend verringert. Die Art ist in Deutschland gefährdet. In Österreich ist die Art in den Nordalpen, ihrem Vorland und im nördlichen Granit und Gneis-Gebiet potenziell gefährdet, in der gesamten Schweiz verletzlich, in Südtirol ausgestorben.

**Systematische Stellung.** Die Art ist nicht, wie früher angenommen, mit kurzlebigen mediterranen Arten (z. B. *R. cornutus* DC., *R. marginatus* D'URV.) verwandt, sondern schließt sich an die *R. polyanthemus*-Gruppe an (vgl. → **Abb. 1**). Damit wird sie hier zur Sektion *Polyanthemus* gestellt, die durch gefurchte Blütenstiele gekennzeichnet ist und außerdem in Mitteleuropa noch *R. bulbosus* umfasst.

## 26. *Ranunculus bulbosus*<sup>35</sup>

LINNAEUS 1753, Sp. Pl. 554. – Syn.: *R. bulbifer* JORD. 1861, Ann. Soc. Linn. Lyon, N. S. 7: 448; *R. valdepubens* JORD. 1861, loc. cit., N. S. 7: 451. – Knolliger Hahnenfuß. – Taf. 5, Fig. 39, 18, Fig. 1; → **Abb. 46, 47, 48**.

**Literatur.** BARLING, D.M. 1955: Some population studies in *Ranunculus bulbosus* L. J. Ecol. 43: 207–218. RILEY, L. A. M. 1923: Variable aestivation of *Ranunculus bulbosus* and *R. acer*. J. Bot. (London). 61: 209–212. – BIANCHI, G., K. SPINOSI & P. MARCHI. 1997: Unstable B-chromosomes in *Ranunculus bulbosus* L. (Ranunculaceae). Caryologia 50: 17–29. – COLES, S. M. 1973: *Ranunculus bulbosus* L. in Europe. Watsonia 9: 207–228. – CUNNELL, G. J. 1961: The morphology of the inflorescence in *Ranunculus bulbosus* L. Ann. Bot. N. S. 25: 224–240. – DRABBLE, E. 1932: *Ranunculus bulbosus* L. and its varieties in Great Britain. Rep. Bot. (Soc.) Exch. Cl. Manchr. 10: 242–248. – FREI, E. R., T. HAHN, J. GHAZOUL & A. R. PLUESS 2014a: Divergent selection in low and high elevation populations of a perennial herb in the Swiss Alps. Alpine Bot. 124: 131–142. – FREI, E. R., J. GHAZOUL, P. MATTER, M. HEGGLI & A. R. PLUESS. 2014b: Plant population differentiation and climate change: responses of grassland species along an elevational gradient. Global Change Biol. 20: 441–455. – HARPER, J. L. 1957: *Ranunculus bulbosus*. In: Biol. Fl. Brit. Isles. J. Ecol. 45: 325–342. – HE, J. B., G. M. BOGEMANN, H. G. VAN DE STEEG, J. RIJNDERS, L. VOESENEK & C. BLOM 1999: Survival tactics of *Ranunculus* species in river floodplains. Oecologia 118: 1–8. – LÓPEZ GONZÁLEZ, G. 1985: Notas al genero *Ranunculus*. Anales Jard. Bot. Madrid 41: 470–474. – LOUAAR, S., S. AKKAL, H. DUDDECK, E. MAKHLOUFI, A. ACHOURI & K. MEDJROUBI. 2012: Secondary metabolites of *Ranunculus bulbosus*. Chemistry Natural Compounds 48: 166–167. – MARSDEN-JONES, E. M. & W. B. TURRILL 1929: I. Studies in *Ranunculus acris* and *R. bulbosus*. J. Genet. 21: 169–181; 1952: Studies in *Ranunculus*. IV. Additional experiments with *Ranunculus bulbosus* and *R. acris*. J. Genet. 51: 26–31. – MATTER, P., C. J. KETTLE, J. GHAZOUL & A. R. PLUESS. 2013: Extensive contemporary pollen-mediated gene flow in two herb species, *Ranunculus bulbosus* and *Trifolium montanum*, along an altitudinal gradient in a meadow landscape. Ann. Bot. 111: 611–621. – MATTER, P., C. J. KETTLE, E. R. FREI, J. GHAZOUL & A. R. PLUESS. 2014: Geographic distance is more relevant than elevation to patterns of outbreeding in *Ranunculus bulbosus*. J. Ecol. 102: 518–530.

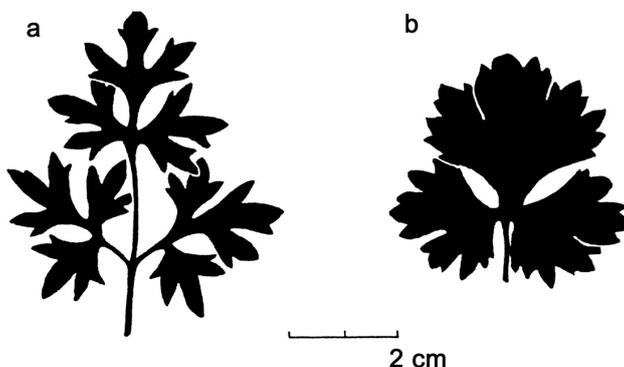
<sup>35</sup> *bulbosus* lat. = knollig, nach der knollenförmigen Stängelbasis.

Halbrosettenstaude, 15–40(–50) cm hoch, am Grunde mit einer 0,6–1,5(–4,5) cm dicken, rundlichen oder abgeflachten Sprossknolle (→ **Abb. 46, 48**) mit verbreiterten Blattbasen an der Spitze und z. T. etwas fleischigen Wurzeln am Grunde. S t ä n g e l aufrecht oder aufsteigend, meist verzweigt, gefurcht oder glatt, oben mehr oder weniger abstehend, unten anliegend behaart. G r u n d b l ä t t e r sehr vielgestaltig, lang gestielt, mit im Umriss eiförmiger, bis zum Grunde 3-teiliger Spreite. Abschnitte, besonders der mittlere gestielt, meist bis über die Mitte 3-teilig mit zahlreichen unterschiedlich langen, stumpfen oder spitzen Zähnen. Untere S t ä n g e l b l ä t t e r ähnlich den Grundblättern, kürzer gestielt. Mittlere und obere Stängelblätter allmählich weniger gestielt, ± sitzend, tief in schmale, oft linealische Abschnitte geteilt. Alle Blätter gewöhnlich mehr oder weniger stark behaart. Blütenstiele abstehend oder anliegend fein behaart, gefurcht. B l ü t e n aufrecht, 1,5–3 cm im Durchmesser. Torus behaart, kugelig. Kelchblätter außen lang zottig behaart, blassgelb, stark zurückgeschlagen (→ **Abb. 46**), eiförmig, spitz. Kronblätter abgerundet, 6–20 mm lang, hellgelb, glänzend, am Grunde mit Nektarschuppe. N ü s s c h e n (2–)2,5–4 × 2–3 mm breit, flach, kahl, mit deutlich abgesetztem Rand. Schnabel kurz, schwach gebogen (→ **Abb. 48**). – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: (III–)V–VII(–VIII). – Giftig.

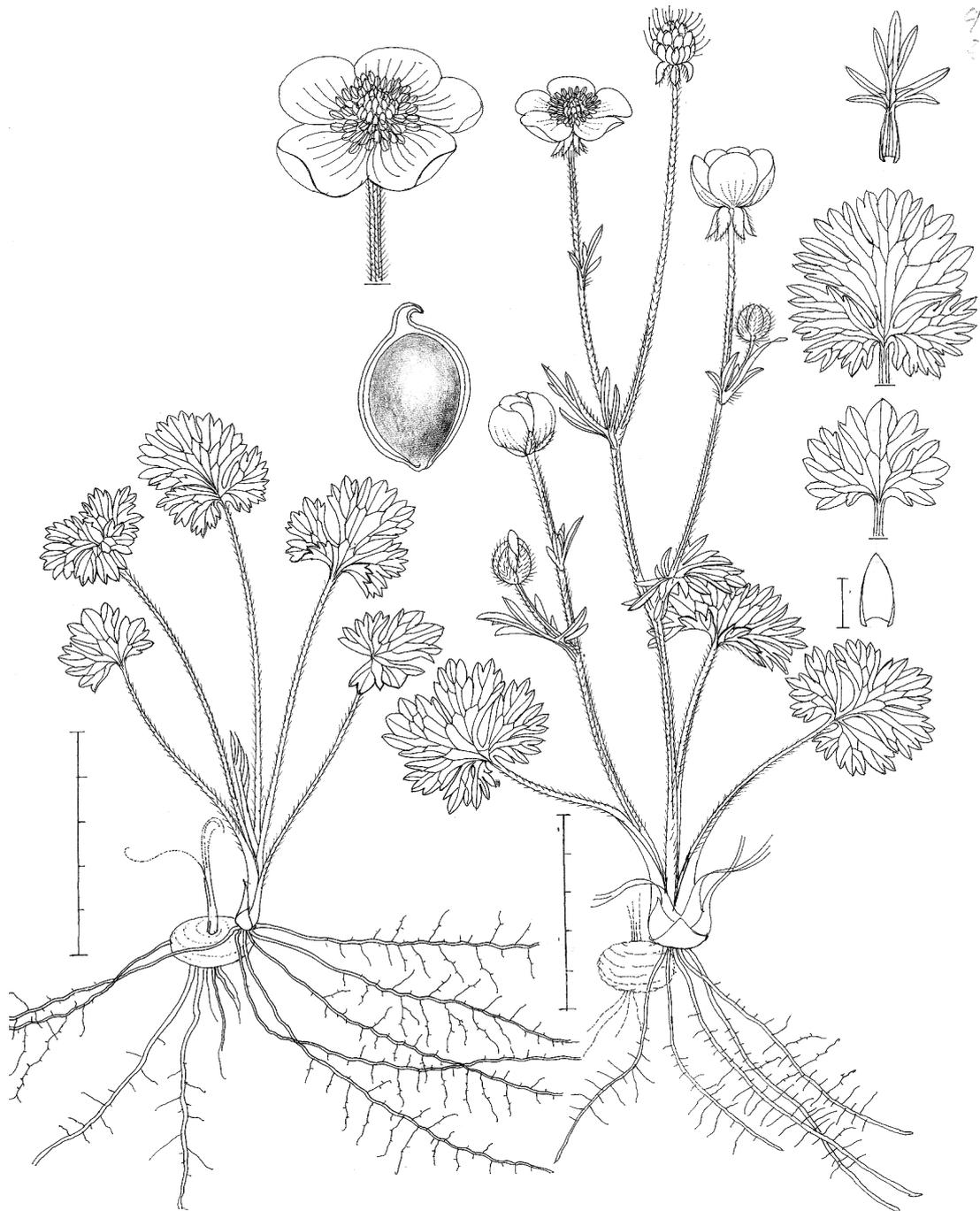
Im Gebiet nur die subsp. *bulbosus* (Beschreibung s. Art).



**Abb. 46** | *Ranunculus bulbosus*: links Längsschnitt durch die Sprossknolle; rechts Blüte mit den abwärts gerichteten Kelchblättern. Foto: V. MELZHEIMER



**Abb. 47** | Saisonale Veränderungen der Blattform bei *Ranunculus bulbosus*; a Letztes Laubblatt vor dem Blütenstiel; b Ein später im Jahr gebildetes Laubblatt; beide Blätter sind einer Population aus Keele, Staffordshire (England) entnommen. Nach COLES (1973)



**Abb. 48** | *Ranunculus bulbosus*, Habitus und Früchtchen. Original: A. KÄSTNER

**Standort und Vergesellschaftung.** Ziemlich häufig in Kalk- und Sandmagerrasen oder in mageren Wiesen, auf Weiden, an Böschungen, auf mäßig trockenen, mäßig nährstoffreichen, basenreichen (kalkreichen und -armen), schwach basischen bis mäßig sauren, humosen, lockeren, sandigen, steinigen oder reinen Lehmböden. Lehmanzeiger, etwas wärmeliebend. Mesobromion-Charakterart, auch in warmen Arrhenatherion-Gesellschaften. Von der Ebene bis in mittlere Gebirgslagen. Im Wallis bis 3029 m (Gandeggütte oberh. Zermatt), in Graubünden: Münstertal oberh. Chierfs bis 2000 m. In den marokkanischen Gebirgen bis 2500 m.

**Allgemeine Verbreitung.** Die formenreiche Art ist in ganz Europa bis zum NW-europäischen Russland verbreitet. Im Westen in Irland und Schottland nur zerstreut, auf den Azoren vermutlich nur eingeschleppt, in Madeira eingebürgert. In Norwegen auf die südöstliche Küste beschränkt, in Schweden am Bottnischen Meerbusen bis 63° n. Br. Im Süden bis Nordafrika (Marokko, Algerien, Tunesien), Italien, Sizilien, Griechenland, Kreta, Türkei. Im Osten isolierte Vorkommen bis Georgien, Aserbeidschan und im nördlichen Iran, in Armenien, Syrien und im Libanon. Eingeschleppt in Neuseeland und Nordamerika besonders in den östlichen und westlichen Küstenstaaten von Britisch Kolumbien bis Nordkalifornien und von Neufundland bis Georgia, Nebraska und Kansas. Verbreitungskarte: MEUSEL et al. (1965), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Zonale Arealdiagnose:** (m/mo)-sm/(mo)-temp·oz<sub>(1)</sub>-3EUR

**Regionale Arealdiagnose:** westmed/mo-submed/(mo)-pann-atl-westsarm

**Verbreitung im Gebiet.** In Deutschland in den Löß- und Kalkgebieten relativ häufig, in den diluvialen Sandgebieten (z. B. Nordwestbrandenburg, Altmark, Fläming, nordwestliches Niedersachsen) und in den silikatischen Mittelgebirgen sehr zerstreut. In Österreich und in der Schweiz in allen Ländern häufig, ebenso in Norditalien, in ganz Slowenien, in Tschechien und in Westpolen (dort im Osten selten).

**Naturschutz und Gefährdung.** In Österreich ist die Art regional im Norden (Granit- und Gneisgebiet) und im nördlichen Alpenvorland gefährdet. In der Schweiz, in Deutschland, in Südtirol, Tschechien und Polen gilt sie als ungefährdet.

**Biologie.** Die Primärwurzel stirbt schon im 2. Jahr ab, sie wird durch kräftige, sprossbürtige Wurzeln ersetzt, die bis über 30 cm tief in den Boden eindringen. Eine oder 2–3 davon schwellen als Zugwurzeln auf > 4 mm an, sie bringen die Sprossknolle in eine Tiefe von 1–5 cm. Die neue Knolle sitzt jährlich auf der alten auf. Im Herbst sterben die Wurzeln ab und werden durch einen Kranz von neuen (an großen Pflanzen bis über 30) ersetzt. Gleichzeitig treibt die wintergrüne Blattrosette aus.

**Variabilität und systematische Gliederung.** Die genetische Differenzierung der Art in Mitteleuropa folgt eher geografischen Mustern als nach Höhenlagen. Phänotypische Plastizität ermöglicht der Art die Besiedelung eines großen Spektrums von Höhenstufen in den Schweizer Alpen (FREI et al. 2014a, b, MATTER et al. 2013, 2014). Im Süden und Südosten des Areals ist *R. bulbosus* eine sehr variable und formenreiche Art, die zusammen mit einigen anderen sehr nahe verwandten Arten einen taxonomisch schwierigen und ungenügend bekannten Formenkreis bildet. Die Variabilität erstreckt sich besonders auf Wuchsform, Anzahl der Stängel, Behaarung (wobei mehr oder weniger kahle Pflanzen selten auftreten), Größe der Pflanzen, Ausbildung des Stängelgrundes (Knolle), Form der Wurzeln und des Torus sowie Ausbildung der Blätter (→ **Abb. 47**). Nach den Untersuchungen von COLES (1973) lässt sich innerhalb der großen Variationsbreite bei allen Merkmalen kein Hinweis für eine geographische Korrelation erkennen. Die Fruchtschnäbel sind bei spanischen Vertretern allerdings mehrheitlich gekrümmt. Es sind zahlreiche, taxonomisch sicher ungleichwertige, infraspezifische Sippen beschrieben worden (vergl. COLES (1973) mit umfangreicher Synonymie). Nach COLES (1973) umfasst *R. bulbosus* neben der in Nord- und Zentraleuropa an trockeneren Standorten weitverbreiteten Typussippe subsp. *bulbosus* (Beschreibung s. Art) nur die disjunkt im Mediterrangebiet an mehr feuchten Standorten (Gräben, feuchte Wiesen) vorkommende subsp. *adscendens* (BROT.) NEVES 1944, Contr. Portug. Ranunc. 170 (Syn.: *R. adscendens* BROTERO 1804, Fl. Lusit. 2: 270). Diese Sippe wurde nach allerdings von LÓPEZ GONZÁLEZ (1985) für die Bearbeitung der Flora Iberica als Varietät zu *R. bulbosus* subsp. *aleae* (WILLK.) ROUY & FOUC. gestellt (= *R. bulbosus* subsp. *aleae* var. *adscendens* (BROT.) PINTA DA SILVA in Agron. Lusit. 14: 14 (1952). – TUTIN & Akeroyd (1993) sowie JALAS & SUOMINEN (1989) unterscheiden im Gegensatz zu COLES (1973) für *R. bulbosus* in Europa die Unterarten subsp. *bulbosus*,

subsp. *castellanus* (FREYN) P. W. BALL & HEYWOOD (Nordspanien) und subsp. *aleae* (von Portugal, Spanien, Südfrankreich, Italien, Griechenland bis in die Türkei, Transkaukasien, Libanon und Syrien, Nordafrika verbreitet). JALAS & SUOMINEN (1989) unterscheiden darüber hinaus noch subsp. *neapolitanus* (Italien, Balkanhalbinsel).

Ohne Zweifel stellt die Dauer der niederschlagsfreien Zeit den limitierenden Faktor für die Verbreitung von *R. bulbosus* subsp. *aleae* und verwandten Sippen im Mittelmeergebiet dar. Die Ostgrenze der wintergrünen Art in Weißrussland-Ukraine entspricht der 4° Januar-Isotherme.

**Blüten- und Ausbreitungsökologie.** Die Blüten werden hauptsächlich durch Insekten bestäubt. Die Keimung der Samen erfolgt epigäisch und die Keimungsrate kann durch trockene Lagerung bei 20 °C erhöht werden (GRIME et al. 1988). Die Bildung einer Samenbank kann angenommen werden (GRIME et al. 1988). Eine vegetative Vermehrung über Tochterprossknöllchen findet eher selten statt.

**Volksnamen.** In den Kräuterbüchern des 16. Jahrhunderts heißt diese Art Kleiner Hanfuosz, Taubenfuß, Gehössleter Hanenfuß [nach dem wie eine Hose anliegend zurückgeschlagenen Kelch], Rübenhanenfuß. Im 18. Jahrhundert findet sich der Name Antoniusrüblein. Er bezieht sich wohl darauf, dass die Pflanze gegen Pestbeulen verwendet wurde, zu deren Heilung der hl. Antonius (der Einsiedler) angerufen wurde. Schon TABERNAEMONTANUS (1588) bringt den lateinischen Namen *rapunculus divi Antonii*. Ein alter Name ist auch Drüßwurz (16. Jahrhundert) anscheinend wegen der Anwendung gegen Pestbeulen („böse Drüsen“).

## 27. *Ranunculus repens*<sup>36</sup>

LINNAEUS 1753, Sp. Pl. 54. – Kriechender Hahnenfuß. – Taf. 6, Fig. 53, 18, Fig. 2; → Abb. 49, 50.

**Literatur.** COLES, S. M. 1977: *Ranunculus repens* L. in Europe. *Watsonia* **11**: 353–366. – CUNNELL, G. J. 1958: Aestivation in *Ranunculus repens* L. *New Phytol.* **57**: 340–352. – ECKENBERG, H. W. 1954: Änderungen des Protoanemoningehaltes bei *Ranunculus repens*-Ökotypen in Abhängigkeit von verschiedenen Umweltbedingungen. Diss. TH Hannover. – HARPER, J. L. 1957: *Ranunculus repens*. In: *Biological Flora of the Brit. Isles*. *J. Ecol.* **45**: 314–325. – KUTSCHERA, L. 1960: Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. DLG Verlags-GmbH, Frankfurt am Main. – LUNDQVIST, A. 1994: The self-incompatibility system in *Ranunculus repens* (Ranunculaceae). *Hereditas* **120**: 151–157; 1998: Disomic control of self-incompatibility in the tetraploid *Ranunculus repens* (Ranunculaceae). *Hereditas* **128**: 181–183. – PERLOVA, J., J. VAJNAGIJ & O. J. GERSHUNINA, 1971: Sur la question de la polyploidie chez *Ranunculus repens*. *Ukr. Bot. J.* **28**: 37–41 (ukr., franz. Résumé). – SARUKHAN, J. 1974: Studies on plant demography: *R. repens* L., *R. bulbosus* L., and *R. acris* L. *J. Ecol.* **62**: 151–177. – TEPFER, S. S. 1953: Floral anatomy and ontogeny in *Aquilegia formosa* var. *truncata* and *Ranunculus repens*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* **25**: 513–647. – WARREN, J. 2009: Extra petals in the buttercup (*Ranunculus repens*) provide a quick method to estimate the age of meadows. *Ann. Bot.* **104**: 785–788. – WATKINSON, A. R. & J. C. POWELL 1993: Seedling recruitment and the

<sup>36</sup> *repens* lat., kriechend, nach der Wuchsform

maintenance of clonal diversity in plant populations - a computer-simulation of *Ranunculus repens*. J. Ecol. **81**: 707–717.

Pflanze ausdauernd, (10–) 30–40 (–50) cm hoch, mit langen, kräftigen Wurzeln. Halbrosettenstauden mit aufrechten bis aufsteigenden Blühtrieben und mit oberirdischen, beblätterten, an den Knoten (Blattansatzstellen) wurzelnden Ausläufern, mehr oder weniger anliegend bis abstehend behaart bis kahl. Grundständige Laubblätter gestielt, kahl oder behaart, sehr variabel, Spreite im Umriss dreieckig-eiförmig, 3-zählig mit ± gestielten Abschnitten, Abschnitte weiter eingeschnitten, unregelmäßig gezähnt, im Umriss eiförmig. Stängelblätter den Grundblättern ähnlich, allmählich nach oben zu einfacher mit schmalen, ganzrandigen Abschnitten, die obersten sitzend. Blütenstiele gefurcht, mehr oder weniger behaart. Blüten aufrecht, 2–3 cm im Durchmesser. Kelchblätter eiförmig, anliegend, behaart, bald abfallend. Kronblätter 6–12 mm lang, eiförmig, goldgelb, glänzend, am Grunde mit Nektarschuppe, manchmal mehr als fünf. Torus borstlich behaart. Nüsschen zahlreich, 2,5–3,5 × 2–3 mm, rundlich, seitlich stark zusammengedrückt, kahl mit deutlich abgesetztem Rand. Schnabel kurz, 1 mm lang, gerade oder schwach hakenförmig gekrümmt (→ **Abb. 49**). – Chromosomenzahl:  $2n = 16, 32$ . – Blütezeit: V–VIII. Giftig!

**Standort und Vergesellschaftung.** Verbreitet in Pionier-Gesellschaften, auf Äckern, in Brachen und Gärten, an Ufern, Gräben und Wegen, in Flutrasen, Feuchtwiesen und Auenwäldern, auf grundfrischen (feuchten), nährstoffreichen, schwach basischen bis mäßig sauren, humosen oder rohen, steinigen, sandigen oder reinen Lehm-, Ton- und Torfböden, überschwemmungsverträglich, Bodenverdichtungsanzeiger, bis 50 cm tief wurzelnder Bodenfestiger (Intensivwurzler) und Rohboden-Pionier, Licht- bis Halbschattenpflanze. Bevorzugt im Agropyro-Rumicion, auch oft in Rasengesellschaften (Magnocaricion, Calthion usw.) eindringend, in Ackerunkrautgesellschaften, im Alno-Ulmion oder Salicion albae. Von der Ebene bis ins Gebirge. In Südtirol (M. Peller bei Cles) bis 2212 m, in Graubünden adventiv bei 2300 m am Berninapaß, im Unterengadin im Val Urschai bei 2220 m. Noch blühend (1 Exemplar ?) bei 2451 m am Großen St. Bernhard (Wallis) gefunden.

**Allgemeine Verbreitung.** Als eurasiatische Pflanze in zahlreichen Formen in ganz Europa mit Ausnahme von Kreta. Auf den Azoren, Madeira, Kanaren und in Spitzbergen eingeschleppt. Im Süden bis Nordafrika (Marokko, Algerien, Libyen). Fehlt von Tunesien bis Syrien. Im Osten in einem breiten Streifen über die subarktische bis meridionale Zone bis Kamtschatka, Japan und Korea. Eingeschleppt auch im östlichen und westlichen Nordamerika, Mittel- und Südamerika (Argentinien, Chile). In Nordamerika von Alaska, Rocky Mountains bis Kalifornien und Utah und von Neufundland, Quebec bis Südkarolina, Alabama und Texas. Eingeführt auch auf Neuseeland (dort jetzt gemein), in Australien und Tasmanien. Verbreitungskarte: MEUSEL et al. (1965), JALAS & SUOMINEN (1989).

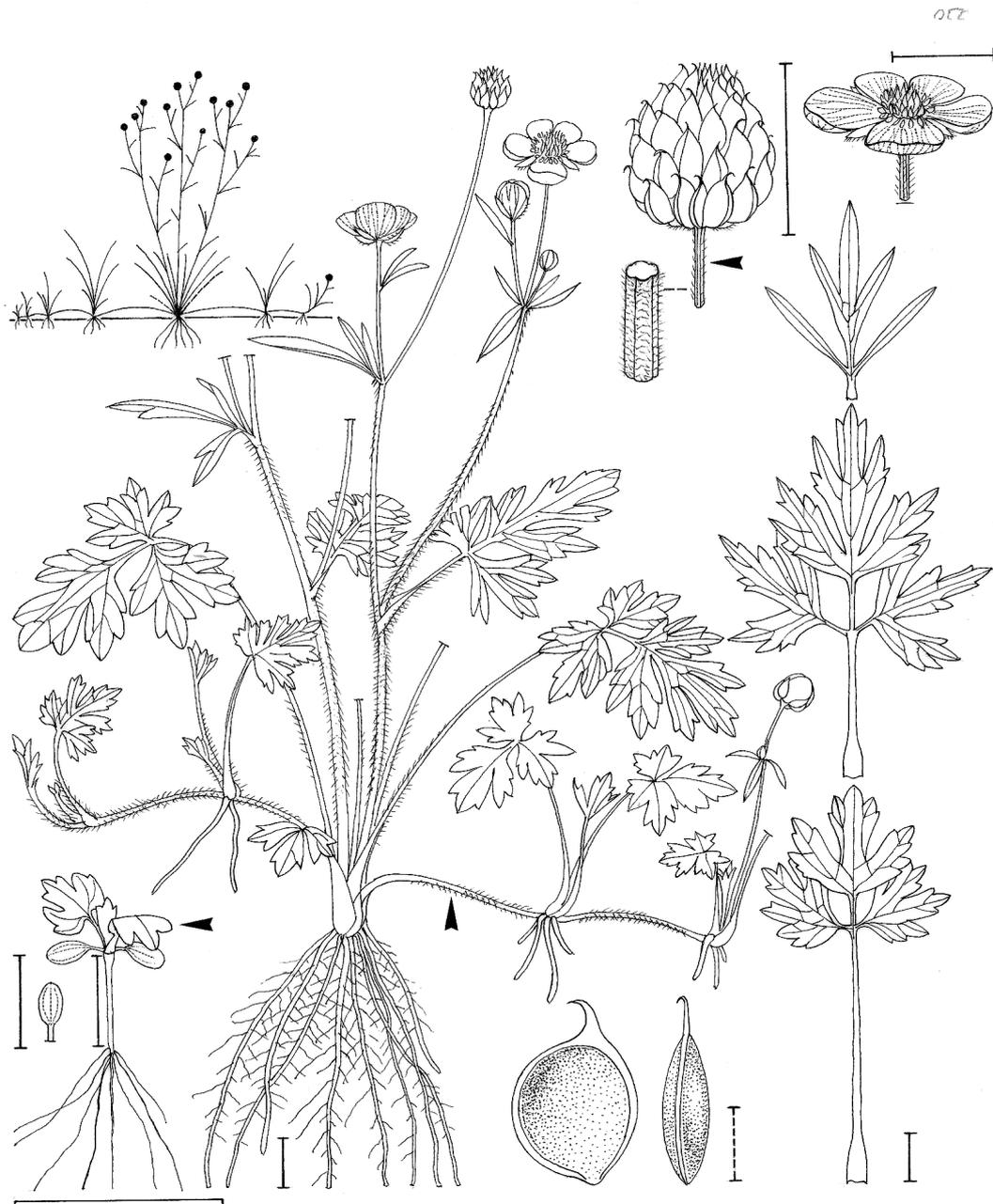
**Zonale Arealdiagnose:** (m/(mo))-sm-bEURAS

**Verbreitung im Gebiet.** In allen Ländern verbreitet und häufig.

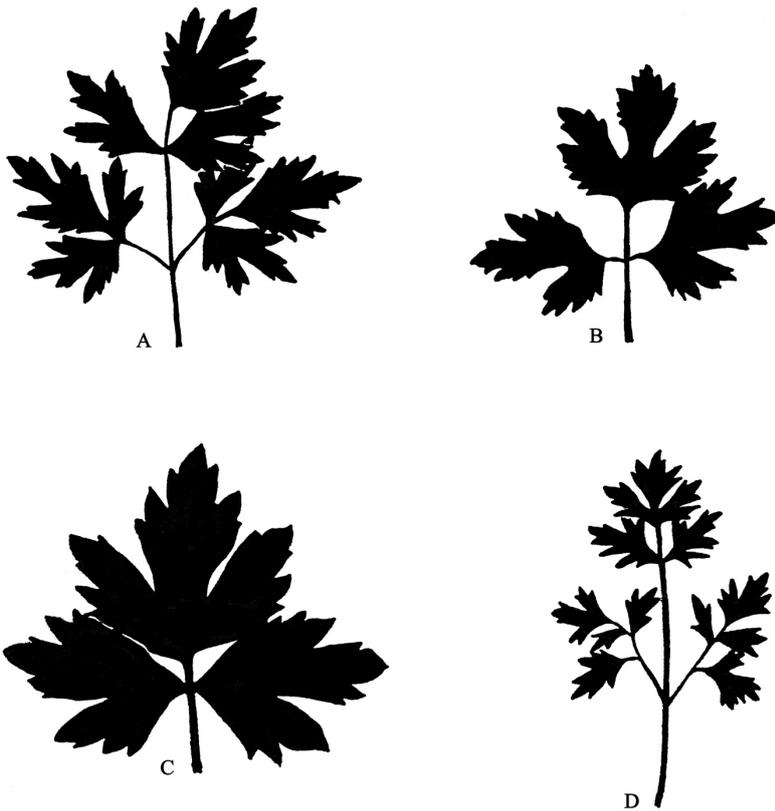
**Naturschutz und Gefährdung.** In Deutschland in allen Bundesländern ungefährdet. Nach SEBALD & PHILIPPI (1993) ist die Art eher in der Ausbreitung begriffen, zumindest in Baden-Württemberg. Ungefährdet auch in Österreich, Norditalien, Slowenien, Tschechien, Polen und im Elsass.

**Ökologie.** *R. repens* ist ein Vertreter der Graslandgesellschaften und toleriert ein weites Spektrum an Bodenarten, schwere, nasse und undrainierte Böden werden bevorzugt. Marschen und Moore sind ebenfalls geeignete Habitate. An den Wurzeln ist vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza festgestellt worden (GRIME et al. 1988). Auch auf gestörten Böden ist *R. repens* sehr häufig, und die Ausläuferproduktion kann derart ausgeprägt sein, dass *R. repens* flächig dominiert. Aber auch trockenere Standorte sowie

geschlossene Pflanzengesellschaften stellen kein Hindernis für *R. repens* dar. Nach vergleichenden Untersuchungen von SARUKHAN (1974) an *R. acris*, *R. bulbosus* und *R. repens* ist *R. repens* durch eine zuverlässige vegetative Vermehrung und eine schwache Blüten- und Samenproduktion gekennzeichnet. Jedoch reicht die geringe Samen- und Keimlingsproduktion aus, um die genetische Diversität in Populationen zu erhalten (WATKINSON & POWELL 1993). Die Samen haben im Gegensatz zu *R. acris* und *R. bulbosus* eine vergleichsweise lange Keimfähigkeit. 50 % der Samen keimen unter Licht nach 19 Tagen, und die Keimrate kann durch eine trockene Lagerung bei 20 °C erhöht werden (GRIME et al. 1988).



**Abb. 49** | *Ranunculus repens*, Habitus, Sammelfrucht und Früchtchen. Original: A. KÄSTNER



**Abb. 50** | Variation der Blattform bei *Ranunculus repens*: A Inneres Rosettenblatt; B Rosettenblatt an einem Ausläufer derselben Pflanze (Col de Port, Ariège, Frankreich); C/D Innere Rosettenblätter von Pflanzen einer Lokalität (Dasset, Workshire, England). Nach COLES (1977)

**Variabilität der Art.** Nach COLES (1977) zeigen die meisten der untersuchten Merkmale eine sehr große Variabilität. Nur die Blattzerteilung und die Behaarung lassen eine geographisch korrelierte Variation erkennen. Die Wuchsform ist sehr einheitlich, nur in Finnland gibt es eine Gruppe von Pflanzen, die höhere Stängel und weniger Ausläufer aufweist. Für den Vergleich der Blattspreite ist das am stärksten zerteilte Blatt, das innerste der überwinternden Rosette, am besten geeignet (→ **Abb. 50 A, C–D**). Wie ein Vergleich der Spreiten (→ **Abb. 50 A, C–D**) zeigt, sind auch diese Blätter innerhalb einer Population sehr variabel. Die Blätter der Ausläufer sind in der Regel deutlich weniger zerteilt (→ **Abb. 50 B**). Die einzelnen Abschnitte der Spreite können gestielt sein (→ **Abb. 50 A, C–D**). Die Blattform von Pflanzen einer Lokalität zeigte nach den Messungen (Verhältnis von Länge zu Breite bestimmter Abschnitte) eine außerordentliche Variationsbreite. Besonders erstaunlich ist, dass auch in verschiedenen geographischen Regionen das gesamte Variationsspektrum auftrat. Dies hängt sicherlich auch mit der hohen ökologischen Toleranz von *R. repens* zusammen. Einige geographische Merkmalsgradienten sind offensichtlich: Blattspreiten, bei denen der mittlere Teilabschnitt gestielt ist, sind häufiger in Südwesteuropa, während solche, bei denen die zwei seitlichen Teilabschnitte gestielt sind, häufiger in Nordosteuropa auftreten. Pflanzen mit fehlenden oder drei Blättchenstielen sind sehr selten. Der Grad der Blattzerteilung nimmt von Südwest nach Nordost zu. Pflanzen mit kahlen Blattstielen kommen häufiger in Süd-, Ost- und Nordosteuropa vor, während die dicht behaarten Pflanzen in Westeuropa auftreten. Bei den Blüten- und Fruchtmerkmalen sind keine Trends erkennbar (COLES 1977).

Die Chromosomenzahl ist meist tetraploid mit  $2n = 32$  (COLES 1977) wengleich auch abweichende Zahlen auftreten können. So haben PERLOVA et al. (1971) in Wurzelspitzen Zahlen von  $2n = 16, 18, 20, 24$  und  $28$  Chromosomen gefunden. *R. repens* gilt als ein obligater Fremdbestäuber. Zahlreiche Versuche haben jedoch gezeigt, dass *R. repens* auch durch Selbstbestäubung zu einem geringen Grad Samen ansetzen kann (COLES 1977). Die Samenproduktion ist bei *R. repens* 6 bis 10 mal niedriger als beispielsweise bei *R. acris* und *R. bulbosus* (SARUKHAN 1974, STEINBACH & GOTTSBERGER 1994).

Kreuzungsexperimente haben gezeigt (COLES 1977), dass keinerlei Anzeichen für partielle Kreuzungsbarrieren - auch bei geographisch weiter getrennten Sippen - existieren. Interessant ist, dass die Pollenfertilität bei den F<sub>1</sub> Pflanzen höhere Werte zeigte als bei den Elternpflanzen. Eine apomiktische Vermehrung konnte nicht beobachtet werden (COLES 1977). Nach GLÜCK (1911) tritt bei *R. repens* auch eine Wasserform mit meist breiteren, seltener schmalen, mehr geteilten Blättern auf, die bis 60 cm Wassertiefe vorkommt und in der Regel steril bleibt. Die Keimung erfolgt meist im Frühjahr. Im ersten Jahr wird eine Rosette gebildet. Die Primärwurzel wird bald durch sprossbürtige Wurzeln ersetzt. Im 2. Jahr geht aus der Endknospe der Blütentrieb hervor. Aus den Achseln der oberen Rosettenblätter entstehen die Ausläufer, deren verbindende Internodien im Herbst schon wieder absterben.

In Gärten wird hier und da, vor allem in Bauerngärten (z. B. im Spreewald) eine kräftige Form mit gefüllten Blüten, var. „*pleniflorus*“, kultiviert. Erwähnt sei noch die var. *angustisectus* GREMLI 1881, Exkursionsfl. Schweiz, ed. IV.: 59 (= *R. reptabundus* JORDAN 1864, Diagn., 85): Blätter tiefer eingeschnitten, mit schmal keilförmigen bis schmal lanzettlichen Abschnitten.

**Volksnamen.** Nach den vogelfußähnlich geteilten Blättern heißt die Art (wie auch ihre nächsten Verwandten) Hahnenfuß (z. B. schwäbisch), Hampfis (Thurgau), Gockelhax'n (bayer. Hackse 'Tierfuß') (Grafenkirchen/Oberpfalz), Kraienfoot (Krähenfuß) (niederdeutsch), Kronschoken u. ä. (westfäl. Schoken 'Beine') (Gegend von Mettmann, Gummersbach), Kra(n)haxn (Niederbayern, Böhmerwald), Krei(e)nwotel (-wurzel) (Elberfeld). Ähnliche Namen sind Froschtatsche, Froschtätschchen (zu Tatsche 'Tatze') (Königsbrück/Bautzen). Die Blätter sind öfters dunkel gefleckt. Die Legende erklärt dies als Blutstropfen Christi oder der hl. Jungfrau: Christi Blutstropfen, Jungfrauenmantel (Oberösterreich). Die am Boden hinkriechenden Ausläufer veranlassten Namen wie Schluassgroos (Schlossgras, weil sie mit der Mutterpflanze fest zusammenhalten) (Egerland), Heanadarm (Hühner-) (Oberösterreich), Strupfe (eigentlich 'Knoten, Schlinge') (Oberösterreich), Nodernkraut, Adergras (Nattern-, Otter-) (Böhmerwald). Weitere Namen sind noch Pulpes, Pülpes (rheinisch) aus frz. pièpou u. ä. (dies aus lat. pes pulli 'Hühnerfuß'), ferner Weitz, Wätze (ebenso *R. acris*, s. d.) (Pfalz, Obenhessen), Sichelwätz, Wätzblumen (Nahegebiet), Wilden Sellerie (nach der Form der Blätter) (Niesen/Warburg), Mark, Merk (eigentlich 'Sellerie') (Osnabrück, Betheln/Hannover), Holtmark (z. B. Lüneburger Heide), Weler Laach (wilder Lauch) (Dorheim/Oberhessen), Krainquecken (wegen der Ausläufer mit der Quecke verglichen) (Polsum/Recklinghausen), Wetten (wohl zu westf. wiete 'Unkraut') (Gegd. von Lippstadt). – Die Gartenformen mit gefüllten Blüten (var. *pleniflorus*) haben ebenso wie die von *R. acris* und *R. bulbosus* Namen wie Goldknöpfe u. ä. (weit verbreitet), Gelknöp (Schleswig), Knoopbloom (Dithmarschen, Husum), Gelber Bucksenknopf (= Hosknopf) (Gummersbach), Bauchknöppel (eigentlich 'Nabel') (Löbau/Oberlausitz), Glinzere, Glänzere (Thurgau), Reng(e)lsresie (Ringelröschen) (Siegerland), Studentenriesla (-röslein) (Riesengebirge), Gelbes Sammeltriesla (Riesengebirge), Turateierl (Waier/Westböhmen), Gelbes Mondscheinel (Böhmerwald), Rockerl, Rukal (Niederösterreich), Aurunkel (aus „*Ranunculus*“ mit teilweiser Anlehnung an „Aurikel“) (Sigmaringen) Arunkle (Hochfelden/Niederelsaß), Rungungerle (Kleinhaslach/Ansbach), Runkunkel (Nordmähren).

## Sektion *Oreophili* TSCHURADZE

### 28. *Ranunculus breyninus*<sup>37</sup>

CRANTZ 1763, Stirp. Austr. Fasc. 2 : 91. – Syn.: *R. oreophilus* M. BIEB. 1820, Fl. Taur.-Caucas. 3: 38; *R. villarsii* DC. 1817, Syst. Nat. 1: 276, pr. pte.; *R. hornsuschii* HOPPE 1826 in STURM, Deutschl. Fl. 1, Heft 46; *R. eriotorus* JORDAN 1864, Diagn. d'espèces nouv. ou méc. 1: 69. – Gebirgs-Hahnenfuß. → **Abb. 51, 52c.**

**Literatur.** AESCHIMANN, D. & C. HEITZ 1996: Typifications du *Ranunculus villarsii* DC. et du *Ranunculus breyninus* CRANTZ (Ranunculaceae). Candollea 51: 95–98. – LANDOLT, E. & H. HESS 1954: Untersuchungen am Originalmaterial von *Ranunculus breyninus* CRANTZ. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 64: 5–8. – LANDOLT, E. 1954: Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* WILLD. in den Alpen und im Jura. loc. cit. 64: 9–83; 1956: Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* WILLD. in den Pyrenäen und anderen europäischen Gebirgen westlich der Alpen. loc. cit. 66: 92–117. – MÜLLER, K. 1965: Die Artengruppe des Berghahnenfußes (*Ranunculus montanus* WILLD.) auf der Schwäbischen Alb. Mitt. Ver. Naturwiss. Math. Ulm/Donau 27: 21–24. – TSCHURADZE, M. 2005a: Ultrastructura superficiei nuculae specierum generis *Ranunculus* L. (Ranunculaceae). Zametki Sist. Geogr. Rast. 44–45: 89–101; 2005b: Systema sectionis *Ranunculus* (s.str.) generis *Ranunculus* L. (Ranunculaceae). Zametki Sist. Geogr. Rast. 44–45: 102–111.

Rhizomstaude, 7–50 cm hoch. Wurzelstock dünnwulzig, im oberen Teil dicht gleichmäßig oder zerstreut büschelartig behaart, selten von Fasern umgeben, mit zahlreichen dünnen, öfters miteinander verflochtenen Wurzeln besetzt. Stängel aufrecht, meist unverzweigt, unten schwach bis dicht anliegend oder abstehend behaart. Grundblätter mit schmalen, 0,5–5 cm langen, unten häufig zerstreut behaarten Blattscheiden. Blattstiel anliegend bis abstehend behaart oder kahl. Spreite matt, anliegend behaart, bis fast zum Grund 3-teilig, die seitlichen Abschnitte bis etwa zur Mitte 2-teilig, gezähnt. Blattzähne 3-eckig, scharf zugespitzt (→ **Abb. 52 c**); junge Blattspreiten im noch gefalteten Zustand nach unten geknickt. Stängelblätter sitzend, behaart, bis zum Grund in 2–5 schmal lanzettliche bis linealische Abschnitte geteilt, diese 8–12 mal so lang wie breit. Bei großen Exemplaren Stängelblätter gestielt und grundblattähnlich. Blüten 1–6(–8) je Blütenstängel, Blütenstiel anliegend behaart, rund, kurz nach dem Aufblühen flach tellerförmig, später schüsselförmig, 1,2–2,5 cm im Durchmesser. Torus oft etwas aufgeblasen, überall dicht behaart. Kelchblätter kurz behaart, schmal bis breit lanzettlich. Kronblätter oft etwas ausgerandet, zuerst leuchtend hellgelb, später goldgelb, teller- bis schüsselförmig, 0,8–1,7 cm lang, am Grunde mit ca. 2 mm langer, klappenförmiger Nektarschuppe. Pollendurchmesser (23,9–)24,0(–24,3) µm. Staubfadenansatzstelle immer dicht behaart. Sammelfrucht kugelig, mit 35–70 Nüsschen. Nüsschen mit 0,2–0,5 mm langem, gekrümmten Schnabel. – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: V–VII. – Giftig.

**Standort und Vergesellschaftung.** Verbreitet bis selten in alpinen und subalpinen Steinrasen und Steinschutt-Gesellschaften, auf sonnigen, sickerfrischen, meist kalkhaltigen, ± humosen, lockeren, feinerdereichen Steinschuttböden, Lichtpflanze. In den Alpen vor allem im Kalkschutt, gilt als *Thlaspi rotundifolii*-Charakterart, auch im Seslerio-Mesobromion, in tieferem Land in trockenen Laubwaldgesellschaften und an deren Rändern. In den nördlichen Voralpen selten unter 1700 m und nur

<sup>37</sup> benannt nach der Ortschaft Prein (in der Erstveröffentlichung „Breyn“ geschrieben) am Fuß der Raxalpe (Niederösterreich), von der das Typusmaterial stammt.

in ursprünglich eisfreien Gebieten (Südalpenfuß, Nordjura). Sonst herabgeschwemmt an den Flüssen des mittleren Alpenvorlandes. Von 500 m im Alpenvorland bis 2500 m in den Alpen.

**Allgemeine Verbreitung.** *Ranunculus breyninus* besitzt zwar ein großes Gesamtareal, doch liegen die einzelnen Vorkommen z. T. ziemlich isoliert voneinander: Nordwestiran, Kaukasus, Türkei, Krim, Karpaten, Bosnien, Kroatien, Slowenien, Istrien, Alpen (nördliche und südliche Kalkalpen, selten in den Zentralalpen), nördliches u. mittleres Alpenvorland, Schweizer und Schwäbischer Jura, Apennin, Korsika (erloschen?), Pyrenäen (?). Verbreitungskarte: LANDOLT (1954, 1956), JALAS & SUOMINEN (1989, hier als *R. oreophilus*).

**Zonale Arealdiagnose:** sm-(temp)//salp-alp·oz<sub>2-3</sub>EUR

**Regionale Arealdiagnose:** zentral-ostsubmed-carp//salp-alp-mittel-(ost)alpisch//dealp

**Verbreitung im Gebiet.** In Deutschland zerstreut im mittleren Alpenvorland (Punktk. [www.floraweb.de](http://www.floraweb.de)) in Bayern: Moränengebiet entlang des Lechs nach Norden bis Ellighofen, entlang der Wertach bis Kaufbeuren, an der Isar bis Wolfratshausen (Hechendorf-Mühlthal). Im bayerischen Alpengebiet von den Allgäuer Alpen (z. B. Linkerskopf, Hochrappenkopf, Fellhorn) nach Osten abnehmend – über Ammergebirge, Wettersteingebirge, Mangfallgebirge (z. B. Breitenstein, Rotwand) bis in die Chiemgauer Alpen (Geigelstein, Kampenwand). In Baden-Württemberg im Zug des Jura vom Rossberg, über die Balingen Berge, den Heuberg, Immendingen, Gutmadingen bis Hattingen und zum Kriegertal nahe Engen. In Österreich in Niederösterreich: z. B. Raxalpe. Steiermark: z. B. Rote Wand bei Mixnitz, Lantsch, Veitschalpe, Hochschwab, Präbichl, Trenchtling, Rottörl am Vordernberger Reichenstein. In Salzburg auf dem Schafberg bei St. Wolfgang, Krannbeter Klamm im Höllengebirge. In Tirol: Sonwendjoch, Sonwendgebirge, Halltal unter St. Margareten, Höttingeralp, Schmurzjoch und Padaster bei Trins, Alpein im Stubaital, Säuling bei Reutte, Weißspitze. In Nordtirol: Pellinkopf im Fimbertal. In der Schweiz im nördlichen Voralpengebiet an zahlreichen Fundstellen vom Säntis bis ins Unterwallis, auch im Unterengadin, Albulagebiet, südliches Tessin und am Sanetsch- und Gemmipass. Im Jura in der Ajoie. St. Gallen: Kamor, Wagenlücke oberhalb Meglisalp, Häderenalp, Schin-



**Abb. 51** | *Ranunculus breyninus*. Foto: F. HADACEK

delberg im Obertoggenburg, Brisi, Lasaalp bei den Grauen Hörnern. Graubünden: Plessurer Alpen, Churwalderberg, Laret-Samnaun, Ardez im Unterengadin, Albula, Preda, Cavinir della Bonda gegenüber Cinuoschel, Val Chanel, Muotta Granda am Piz d'Esan. – Auf der Süd- und Südostabdachung, sowie auf den Südflanken der inneren Alpsteinketten, des Alviergebietes, der Churfürsten und des Pizolgebietes südlich der Seez verbreitet. – Innenschweiz: Mättlistock im Klöntal, Mythen, Frohnalpstock, Rigi, Oberhaupt- und Fräkmünt-Klimsenhorn des Pilatus, Kastelen-Dossen, Schibegütsch, Hagleren, Ralligstock, Bergli am Sigriswiler Grat, Briener Rothorn, Twerisfluh, Melchalp und Tannenband in der Umgebung der Frutt. – Berner Alpen: Stockhorn, Leiterngrat, Gantrisch, Niesen, Öschinensee, Öschinenalp, Fisialp, Morgetenalp und Kiental bei Kandersteg, Stierenbergli-Gemmi, Spitalmatte, Gsteig, Gaggen bei Gsteig, oberhalb Saviése, Sanetschpass. – Freiburger Alpen: Buonavalletta, Vanil Noir, Alpes de Gruyère, Dent-de-Lys, oberhalb Montbovon. – Waadtländer Alpen und Unterwallis: Vallon de la Gérine, Vallée de l'Étivaz, Chamossaire, Rochers-de-Naye, Alpes d'Ollon, Alpes de Bex bis Alpes de Fully: La Varaz, Surchamp, Martinets, Javernaz, Aveneyre, Anzeindaz, Bovonnaz, Portail de Fully, obhalb Levron, Grammont. – Mitteljura: Chasseral, Chaumont, Klus bei Court. – Im Tessin: M. Generoso, M. Campione, M. Bigorio. – In Italien in Südtirol und den Südalpen: Pieve in Buchenstein, Fassatal zwischen Penia und Fedajapass, Pordoijoch, Vajolettatal am Rosengarten, Gröden, Seisergruppe, Fromer und Puflatsch auf der Seiseralpe, Sellajoch, Schlern, Rolle oberhalb Peneveggi, M. Baldo, Umgebung von Rovereto, M. Bondone, M. Vasone, Mendelgebirge, Schmuders bei Sterzing, Wildseespitze und Burgumeralp im Pfitschtal, Hühnerspiel, Falsum, Platzerberg, Finsterstern und Wiesen in der Umgebung des Brenners, St. Martin bei Latsch, Gatria bei Laas, Bormio, M. Tremezzo, Monte Campo dei Fiori. In Slowenien in der Bergstufe der Alpen (sowie des submediterranen und dinarischen Berglandes): Slavnik, Nanos, Vremščica (Krain).

**Systematische Stellung und Variabilität der Art.** Die Art gehört nicht, wie bisher angenommen, zur vorwiegend europäischen *R. montanus*-Gruppe (im engeren Sinne, s. Sektion *Euromontani*), sondern stellt eine Sippe aus einem Formenkreis aus der Kaukasus-Region dar (→ **Abb. 1**), wie es bereits von LANDOLT (1954) vermutet wurde. Experimentell erzeugte Hybriden von *R. breyninus* mit Vertretern der europäischen *R. montanus*-Gruppe waren immer fast oder ganz steril und zeigten auch Abnormalitäten (Zwergwuchs, Vergrünung der Blüten usw.; LANDOLT 1954, 1956 und unveröff.). Die neuesten molekular-phylogenetischen Untersuchungen zeigen eine Verwandtschaft von *R. breyninus* mit *R. brachylobus* BOISS. et HOHEN. (Türkei, irano-turanische Region), *R. cappadocicus* WILLD. (Türkei, Kaukasus) und *R. amblyolobus* (Iran; EMADZADE et al., 2011, HÖRANDL & EMADZADE 2012; → **Abb. 1**). Hier schließen sich nach TSCHURADZE (2005a, b) wahrscheinlich auch eine Reihe kaukasischer Arten an (*R. baidarae*, *R. suaneticus*, *R. crassifolius*, *R. abchasicus*, *R. buhsei*). Diese Arten sind einander morphologisch sehr ähnlich, die Artabgrenzung innerhalb der Sektion *Oreophili* erfordert eine genauere Untersuchung. *R. breyninus* ist im Kaukasus, dem vermutlichen Verbreitungszentrum, bedeutend formenreicher als in den Alpen und lässt sich dort nicht immer klar umgrenzen. Die Größe der Pflanze, Form und Größe der Blätter, sowie der Behaarungsgrad sind je nach Standort recht verschieden. Insgesamt konnten bisher jedoch keine konstanten Differentialmerkmale zwischen den europäischen Formen und jenen des Kaukasus festgestellt werden. In phylogenetischer Hinsicht sind Vertreter aus den beiden Regionen Schwestersippen (→ **Abb. 1**).

**Taxonomie, Nomenklatur.** Die Korrektur des Namens von *R. oreophilus* zu *R. breyninus* (AESCHIMANN & HEITZ 1996) hatte früher zu Missverständnissen geführt, weil der Name *R. breyninus* etwa zwischen 1900 und 1950 in verschiedenen Florenwerken für *R. polyanthemos* subsp. *nemosus* gebraucht wurde und während dieser Zeit in deutschsprachigen pflanzensoziologischen Arbeiten verbreitet vorkommt.

## Sektion *Euromontani* HÖRANDL

### 29.-32. *Ranunculus montanus*-Gruppe (s.str.)

Die zu den formenreichen und kritischen Sippenkomplexen gehörende *Ranunculus montanus*-Gruppe im engeren Sinne (exkl. *R. breyninus*, s. Nr. 28) umfasst eine Klade mit etwa 15–20 Arten und ist nach HÖRANDL & EMADZADE (2012) als Sektion *Euromontani* klassifiziert (→ **Abb. 1**). Im Gebiet kommen vier Arten vor: *R. montanus* s.str., *R. venetus*, *R. carinthiacus* und *R. villarsii*. Es handelt sich bei allen um ausgesprochene Gebirgspflanzen, die von 500 m bis fast 3000 m sehr verschiedene Standorte besiedeln können und deren Gesamtareal im Südosten von der Türkei über die Balkanhalbinsel bis Mittel- und Zentraleuropa, westwärts bis in die Pyrenäen, südwärts bis nach Nordafrika (Atlas und AntiAtlas) und nordwärts bis zur Tatra und zum Schwarzwald reicht (vgl. LANDOLT 1954, MEUSEL et al. 1965, JALAS & SUOMINEN 1989).

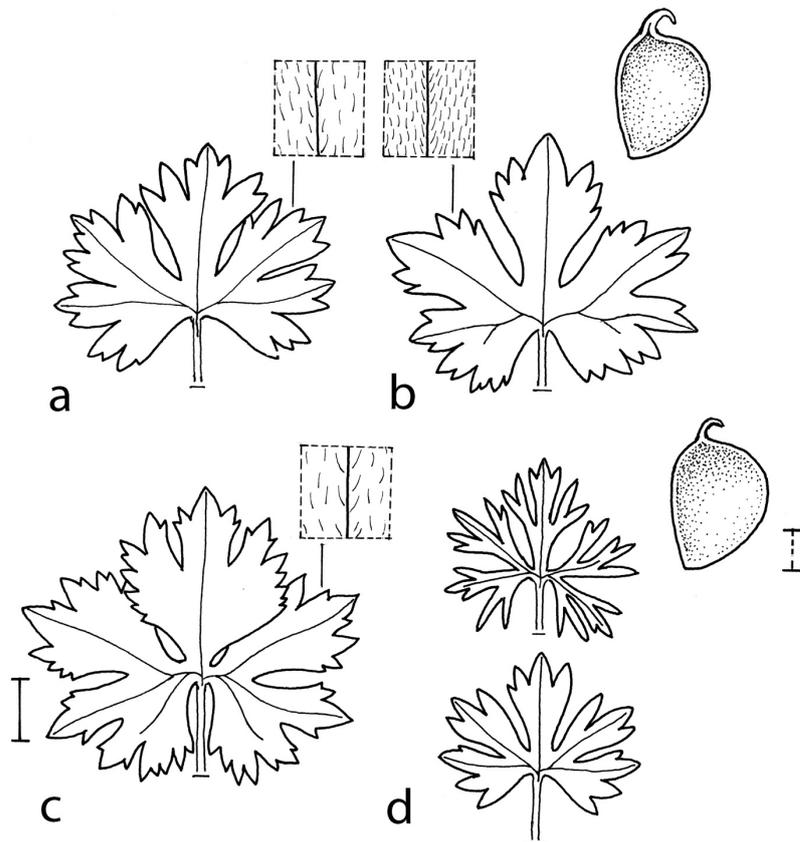
Diese Gruppe ist nach molekular-systematischen Untersuchungen nicht mit Sekt. *Oreophili* oder Sekt. *Ranunculus* nächstverwandt, wie von früheren Autoren angenommen wurde, sondern hat sich vermutlich durch ökologische Differenzierung aus ostmediterranen Vertretern der Sekt. *Ranunculastrum* im Pleistozän herausgebildet (s. → **Abb. 1**). Kreuzungen mit Arten von Sekt. *Ranunculus* (z. B. *R. acris*, *R. lanuginosus*) und Sektion *Polyanthemos* (*R. polyanthemos*, *R. bulbosus*) sowie mit *R. repens* blieben erfolglos (LANDOLT unveröff.). Diese Kreuzungsbarrieren dürften auf unterschiedliche Karyotypen der Sektionen zurückzuführen sein (vgl. → **Abb. 1** und BALTISBERGER & HÖRANDL 2016). *R. montanus* und *R. venetus* sind tetraploid ( $2n = 32$ ), *R. carinthiacus* und *R. villarsii* diploid mit  $2n = 16$  Chromosomen. Die vermutlich junge, vorwiegend allopatrische Sippenbildung erklärt die relative geringe Merkmalsdifferenzierung und weitgehende Kreuzbarkeit der Sippen. Zwischen allen diploiden Arten ließen sich Hybriden herstellen (untersucht wurden 16 Arten), die völlig fertil bis völlig steril sind (LANDOLT 1954, 1956 und unveröff., DICKENMANN 1982). Hybriden zwischen tetraploiden Arten (*R. montanus* und *R. venetus*) waren zum größten Teil fertil (LANDOLT unveröff.). Natürliche Hybriden finden sich entgegen zahlreichen früheren Angaben recht selten (Näheres s. unter Hybridisierung). Experimentell konnten Hybriden zwischen Arten mit unterschiedlichen Chromosomenzahlen nur mit tetraploiden Mutterpflanzen erhalten werden.

Morphologisch lässt sich Sektion *Euromontani* durch folgende gemeinsame Merkmale charakterisieren: Pflanzen ausdauernd, mit verlängertem Wurzelstock und kräftigen Zugwurzeln, 5–60 cm hoch; grundständige Blattrosette mit im Umriss rundlichen, nierenförmigen oder 5-eckigen Blättern, die mindestens bis zur Mitte 3-teilig sind. Stängel ein bis mehrblütig. Stängelblätter sitzend, nur selten (bei großen Pflanzen) gestielt und den Grundblättern ähnlich, handförmig geteilt. Blütenstiel ohne Längsfurchen, behaart. Blüten immer schüsselförmig, gelb. Kelchblätter den Kronblättern anliegend. Kronblätter gelb, glänzend, vorn ganzrandig, am Grunde mit einer klappenförmigen Nektarschuppe. Torus mit einem Haarbüschel an der Spitze, sonst meist kahl. Sammelfrucht kugelförmig. Nüsschen kahl, seitlich mäßig abgeflacht, im Umriss rundlich, 1,5–3 mm im Durchmesser, ohne Rand, mit hakig gebogenem oder eingerolltem, schlankem Schnabel.

Alle im Gebiet vorkommenden Arten pflanzen sich normal sexuell fort und sind selbststeril (DICKENMANN 1982). Bei *R. montanus* wurde gezeigt, dass die schüsselförmigen, heliotropischen Blüten eine etwas höhere Temperatur als die Umgebung aufweisen und dadurch für blütenbesuchende Insekten attraktiv sind (LUZAR 2001). Alle Arten weisen eine ausgeprägte Keimruhe auf (DICKENMANN 1982). Der tetraploide *R. montanus* ist sehr polymorph und ökologisch wenig spezialisiert und besitzt ein mehr oder weniger zusammenhängendes Areal, das meist Gebiete umfasst, die erst nacheiszeitlich

besiedelt werden konnten. *R. montanus* ist wahrscheinlich aus einer Bastardierung zweier diploider Arten mit anschließender Chromosomenverdoppelung hervorgegangen (s. Variabilität der Art).

**Literatur.** AESCHIMANN, D. & C. HEITZ 1996: Typifications du *Ranunculus villarsii* DC. et du *Ranunculus breyninus* CRANTZ (Ranunculaceae). *Candollea* **51**: 95–98. – BRESINSKY, A. 1965: Zur Kenntnis des circumalpinen Florenelementes im Vorland nördlich der Alpen. *Ber. Bayer. Bot. Ges.* **38**: 5–67. – DICKENMANN, R. 1982: Genetisch-ökologische Untersuchungen an *Ranunculus montanus* s.l. aus der alpinen Stufe von Davos (Graubünden). *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel, Zürich* **78**: 1–89. – LANDOLT, E. & H. HESS 1954: Untersuchungen am Originalmaterial von *Ranunculus breyninus* CRANTZ. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **64**: 5–8. – LANDOLT, E. 1954: Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* WILLD. in den Alpen und im Jura. *loc. cit.* **64**: 9–83; 1956: Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* WILLD. in den Pyrenäen und anderen europäischen Gebirgen westlich der Alpen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **66**: 92–117. – LUZAR, N. 2001: Flower heliotropism and floral heating of five alpine plant species and the effect on flower visiting in *Ranunculus montanus* in the Austrian Alps. *Arct. Alp. Research* **33**: 93–99. – MÜLLER, K. 1965: Die Artengruppe des Berghahnenfußes (*Ranunculus montanus* WILLD.) auf der Schwäbischen Alb. *Mitt. Ver. Naturwiss. Math. Ulm/Donau* **27**: 21–24.



**Abb. 52** | Blattformen bei a *R. montanus*, b *R. villarsii*, c *R. breyninus* und d *R. carinthiacus* (zwei Blätter). Früchtchen von *R. villarsii* (rechts oben) und *R. carinthiacus* (rechts unten). Messstrich links = 1 cm, rechts = 1 mm. Original A. KÄSTNER

**Schlüssel zum Bestimmen der im Gebiet verbreiteten Arten der *Ranunculus montanus*-Gruppe**

Wichtig zur Bestimmung der einzelnen Arten sind folgende Merkmale: Behaarung der Grund- und Stängelblätter (charakteristisch sind nur die während oder nach der Blütezeit erscheinenden Blätter!), Form der Stängelblätter, Behaarung der Staubfadenansatzstelle, Länge des Fruchtschnabels (zur Unterscheidung von *R. breyninus* siehe dort und im Gattungsschlüssel).

- 1 Stängelblattabschnitte schmal lanzettlich, 6–15mal so lang wie breit; Grundblattabschnitte meist mehrfach gespalten, mit schmalen Abschnitten (→ **Abb. 52 d**); Schnabel des Früchtchens sehr kurz, bis 1/6 mal so lang wie das Früchtchen ..... 32. *R. carinthiacus* S. 117
- 1\* Stängelblattabschnitte höchstens 6mal so lang wie breit oder die Blätter behaart; Schnabel des Früchtchens etwas abstehend, 1/6 bis 1/3 so lang wie das Früchtchen ..... 2
- 2 Blätter kahl oder zerstreut behaart (→ **Abb. 52 a**), meist glänzend; Abschnitte der oberen Stängelblätter etwas oberhalb der Mitte am breitesten, lanzettlich (verkehrt-eilanzettlich) ..... 29. *R. montanus* S. 113
- 2\* Blätter zerstreut bis dicht behaart (→ **Abb. 52 b**), nicht glänzend; Abschnitte der oberen Stängelblätter meist unterhalb der Mitte am breitesten ..... 3
- 3 5–20 Haare je mm<sup>2</sup> Blattoberfläche; Abschnitte der kleineren Stängelblätter im untersten Drittel am breitesten ..... 31. *R. villarsii* S. 116
- 3\* 6–12 Haare je mm<sup>2</sup> Blattoberfläche; Abschnitte der kleineren Stängelblätter meist wenig unterhalb der Mitte am breitesten (Südalpen) ..... 30. *R. venetus* S. 115

**29. *Ranunculus montanus*<sup>38</sup>**

WILLDENOW 1799, Sp. Pl. **2**: 1321. – Syn.: *R. nivalis* CRANTZ 1763, Stirp. Austr. **2**: 92; *R. geraniifolius* sensu SCHINZ und THELLUNG 1907, Bull. Herb. Boiss. ser. 2. **8**: 182, auct., non POURRET 1788, Chlor. Narb. in: Mém. Acad. Toulouse **3**: 326. – Berg-Hahnenfuß. – Taf. 6, Fig. 46, 15, Fig. 4; → **Abb. 52 a, 53**.

Halbrosetten-Rhizomstaude, (5–) 15–30 (–50) cm hoch. Wurzelstock kurz walzlich oder knotig, oft mit dünnen Zwischenstücken versehen, 3–10 mm im Durchmesser, kahl, mit meist langen, fleischigen Wurzeln. Stängel aufrecht, meist einfach, unverzweigt, unten abstehend, oben anliegend, seltener auch ganz anliegend oder ganz abstehend behaart, an feuchten Standorten oft fleischig, rund, selten gerillt. Grundblätter mit 0,5–3 cm langen, kahlen oder besonders am Übergang zum Blattstiel zerstreut behaarten Scheiden. Blattstiel anliegend oder abstehend behaart, im Querschnitt stark länglich bis rundlich-nierenförmig, aufrecht oder liegend, 2–20 cm lang. Die ersten Grundblätter fast immer kahl, Blattspreite sattgrün, meist glänzend, im Umriss rundlich oder nierenförmig, mit einander überdeckenden Lappen, Spreitenrand mit 3–7 Kerbzähnen, bei späteren Blättern auch auf beiden Seiten seidig oder abstehend behaart, im Umriss meist 5-eckig, 3–5-teilig, 1/2 bis 4/5 eingeschnitten mit verkehrt-eiförmigen bis kreisförmigen, seltener rautenförmigen Abschnitten, die bei den Frühblättern mit 3 bis 7 Kerbzähnen besetzt sind. Die Abschnitte der späteren Blätter z. T. weiter eingeschnitten und mit verschiedenen zugespitzten Zähnen versehen. Stängelblätter vielgestaltig, sitzend, den Stängel meist etwas umfassend, handförmig 3-, 5- oder 7-teilig, selten bis auf den Grund eingeschnitten.

<sup>38</sup> *montanus*, lat. von *mons* = Berg abgeleitet

Einzelne Abschnitte elliptisch bis lineal-lanzettlich, abgestumpft oder  $\pm$  zugespitzt, mit der größten Breite normalerweise in der Mitte, sehr oft auch wie bei den Grundblättern gegen den Grund keilförmig verschmälert und außen gezähnt oder gespalten. Blütenstiel angedrückt seidig behaart, meist 1, bei großen Exemplaren auch 2–3(–5). Blüten 1–3(–4) je Stängel, 1,2–2,5(–3,5) cm im Durchmesser. Torus an der Spitze mit starkem Haarbüschel oder zerstreut behaart. Staubfadenansatzstelle kahl. Kelchblätter anliegend oder abstehend behaart. Kronblätter schmal bis breit verkehrt-eiförmig, goldgelb, 0,7–2 cm lang, am Grunde mit deutlicher, klappenförmiger Nektarschuppe. Pollenkörner (27,5–)27,9(–28,3)  $\mu\text{m}$  im Durchmesser. Sammelfrucht mit 25–50 Nüsschen, diese variabel geformt, besonders am Rücken gekielt, seitlich abgeflacht, 2–3 mm lang. Fruchtschnabel meist breit ansetzend, 0,5–0,7 mm lang, bis zu 1/3 so lang wie das Nüsschen, hakenförmig. – Chromosomenzahl:  $2n = 32$ . – Blütezeit: IV–VIII (–IX). – Giftig.

**Standort und Vergesellschaftung.** Ziemlich häufig in subalpinen oder alpinen Weiden, in Moorwiesen, lichten Kiefernwäldern oder an Laubwaldhängen, auf vorzugsweise grund- oder sickerfrischen, mehr oder weniger nährstoffreichen, meist kalkhaltigen, schwach basischen bis neutralen, humosen, steinigen, kiesigen oder reinen Lehmböden, mesophile Licht-Halbschattenpflanze, in den Alpen besonders in Poion alpinae-Gesellschaften, auch im Polygono-Trisetion, in tiefen Lagen im Gentiano-Molinietum oder Erico-Pinion. Nicht selten bis in die Täler herabgeschwemmt (an der Sihl bei Zürich, am Rhein bei Bregenz), tritt zuweilen an feuchten Stellen und Flachmooren des Alpenvorlandes auf (Lechfeld bei Augsburg, Ebenhausen bei München, Moosach und Ludwigshöhe bei München, Bernbeuren). Von 400 m (herabgeschwemmt) im Alpenvorland bis in die hochalpine Stufe; in der Schweiz (Oberalp) bis 2200 m, im Wallis (Gr. St. Bernhard) bis 2950 m.



Abb. 53 | *Ranunculus montanus*. Foto F. HADACEK

**Allgemeine Verbreitung.** Alpen: von den Westalpen (Val Queyras, Savoyen) durch die nördlichen und inneren Alpenketten von Schweiz, Deutschland und Österreich (bis Niederösterreich), Krain, gegen die Südalpen seltener, bis Lombardei (Bormio). Außerhalb der Alpen: Karpaten, Dinariden, Balkan-Halbinsel, zerstreut im Schwäbischen und Schweizer Jura, selten im Schwarzwald (Feldberg), herabgeschwemmt im Alpenvorland. Verbreitungskarten: LANDOLT (1954), MEUSEL et al. (1965), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Zonale Arealdiagnose:** (m)-sm//salp-temp//(salp)·oz<sub>(1)–3</sub>EUR

**Regionale Arealdiagnose:** westmed-submed//salp-alpisch-(südsubatl)-carp//(salp)

**Verbreitung im Gebiet.** In Deutschland im ganzen Alpenbereich Bayerns verbreitet, auch in den Vorbergen und im Moränengebiet nach Norden bis Augsburg und München. Auf der Schwäbischen Alb auf den einmähdigen Hochwiesen zwischen 800–1000 m, mehrere Fundorte. Im Schwarzwald auf dem

Feldberg am Seebuck unter der Seewand. In Österreich im ganzen Alpengebiet verbreitet, in den Nord- und Zentralalpen häufig, in den Südalpen seltener. Am Rhein bei Bregenz herabgeschwemmt. In der Schweiz in den Nord- und Zentralalpen häufig, seltener gegen Süden: Graubünden: Ofenberg, Bernina, Lukmanier. Tessin und Wallis: Camoghè bei Bellinzona, Airolo, Bedretto-Tal, Campolungo bei Fusio, Gr. St. Bernhard. Außerhalb der Alpen im Jura (Hasenmatt, Chasseral, Ste-Croix), Umgebung von Solothurn. In Italien in Südtirol: Kreuzberg bei Sexten, Cortina d'Ampezzo, Pordoipass, Antermoja, Campitello, Schlern, Malga di Gazza bei Molveno; sonst in der Lombardei: Confinale bei Bormio, Bettelmatt im Formazzatal (Prov. Novara), Friaul. In Slowenien: Pachergebirge bei Marburg (Maribor), Karawanken: Golica, Dobrače, Polenik, Grintavec.

**Variabilität der Art.** Der tetraploide *R. montanus* s.str. ist vermutlich allopolyploider Herkunft. Morphologisch steht *R. montanus* zwischen *R. villarsii* und *R. carinthiacus* und nimmt auch in seinen Ansprüchen an den pH-Wert des Bodens eine Mittelstellung ein. Allerdings bestätigen DNA Sequenzanalysen bisher nicht die vermutete Elternschaft, *R. montanus* steht genetisch *R. sartorianus* am nächsten (→ **Abb. 1**). Weitere Untersuchungen zur Abklärung der allotetraploiden Herkunft wären notwendig. Die verschiedenen Merkmale wie Blattgestalt und -größe, Blütenzahl, Dicke von Wurzelstock und Stängel unterliegen einer starken Variation, was einmal auf den jeweiligen Umweltfaktoren, zum anderen wohl auf einer hohen Mutationsrate für bestimmte, vielfach der Selektion nur wenig unterworfenen Merkmalen beruht. Die große Mutabilität gewisser Gene zeigt sich auch in den zahlreichen auftretenden Missbildungen (gefüllte Blüten, zwei bis drei Blüten am gleichen Blütenstängel, stängelblattähnliche Kelchblätter, bizarre Formen der Grundblätter). Darüber hinaus weist die einzelne Pflanze im Laufe ihrer Entwicklung starke Unterschiede in der Ausbildung von bestimmten Organen (Blattform, -dicke und -behaarung) auf (LANDOLT 1954). Eine Benennung der verschiedenen Formen erscheint daher bei der großen Variabilität der einzelnen Populationen unzuverlässig. Viele Populationen aus dem Jura und den Voralpen sind nach Blattform und Blattbehaarung *R. carinthiacus* ähnlich, während die Populationen im inneren Alpengebiet mehr dem *R. villarsii* gleichen. Formen aus dem Gebiet des Großen St. Bernhard und der Dent du Morcle besitzen längere Fruchtschnäbel und können deshalb mit *R. aduncus* aus den Westalpen verwechselt werden.

**Volksnamen.** Tschäppelblüemli, Tschappelblüemli (Graubünden) heißt die Art deswegen, weil ihre Blumen zu Kränzchen (Schappeln) gewunden und so von den Kindern am Himmelfahrtstage zur Kirche getragen werden, vgl. Uffartsblüemli (*R. ficaria*). Zu Sengerbleam (Rauris), Zengerbloamen (Heiligenblut), Gelbes Besengablüh (früher Fusch/Pinzgau) vgl. Zengerblüemli (*R. acris*) und Weißes Besengablüh (*R. alpestris*).

### 30. *Ranunculus venetus*<sup>39</sup>

HUTER ex LANDOLT 1965, Feddes Repert. **70**: 5. – Venetischer Hahnenfuß.

Ausdauernd, 10–50 cm hoch. Im Habitus stark an *R. montanus* erinnernd, sonst morphologisch zwischen *R. montanus* und *R. villarsii* stehend, jedoch Wurzelstock im oberen Teil meist etwas behaart. Stängel und Blattstiele oft gekrümmt. Junge, gefaltene Blattspreiten nach unten geknickt, grundständige Blätter dicht behaart (6–12 Haare je mm<sup>2</sup> Blattoberfläche), mit meist zugespitzten, länglichen Zipfeln. Unterstes Stängelblatt häufig gestielt. Abschnitte der kleineren Stängelblätter

<sup>39</sup> lat. *venetus*, aus Venetien, nach der Herkunft des Originalmaterials aus Friaul-Julisch Venetien (Monte Raut, Friulaner Dolomiten).

lanzettlich, 3–10 mal so lang wie breit, meist wenig unterhalb der Mitte am breitesten. Fruchtschnabel kräftiger und starrer als bei *R. montanus* s. str. – Chromosomenzahl:  $2n = 32$ . – Blütezeit: IV–VIII. – Giftig?

**Standort und Vergesellschaftung.** In Mähwiesen, lichten Wäldern, auf Weiden und Geröllflächen der subalpinen und alpinen Stufe, gelegentlich auch ins Tal herabgeschwemmt. Auf feuchten, nährstoffreichen, kalkhaltigen Böden.

**Allgemeine Verbreitung.** Südfuß der Alpen: südliche Kalkalpen von der Presolana (Judikarien) bis zum Tagliamento in den Venetischen Alpen. Verbreitungskarte: LANDOLT (1954).

**Zonale Arealdiagnose:** sm/salp·oz<sub>2</sub>EUR Endemit

**Regionale Arealdiagnose:** ostinsub-westcarn-(nordwestillyr?)/salp

**Verbreitung.** Italien: endemisch in den Südalpen, Prov. Brescia (M. Tombéa, Val Vestino, M. Tremalzo), Prov. Trento (M. Pasubio, Val Sugana, Ballino, M. Baldo, Fassatal, Paneveggia, Val de Concei, M. Bondone), Prov. Belluno (M. Pavione, Cadore). Friaul (M. Raut, Val Cellina, M. Cavallo). Prov. Verona (Recoaro). Prov. (Malga Palai; M. Serva; Val di Bricca). Fehlt in Deutschland, Österreich, Slowenien und der Schweiz vollständig.

### 31. *Ranunculus villarsii*<sup>40</sup>

DE CANDOLLE 1805, in LAM. & DC., Fl. Franc. Ed. 3, 4: 896. – Syn.: *R. lapponicus* VILL. 1789, Hist. Pl. Dauph. 4: 743 (non L. 1753, Sp. Pl.: 553); *R. grenierianus* JORDAN 1854, in SCHULTZ, F. W.: Arch. Fl. France et Allem.: 304. – Villars' Hahnenfuß. → **Abb. 52 b.**

**Literatur.** AESCHIMANN, D. & C. HEITZ 1996: Typifications du *Ranunculus villarsii* DC. et du *Ranunculus breyninus* CRANTZ (Ranunculaceae). Candollea 51: 95–98.

Ausdauernd, (3–)12–20(–60) cm hoch. Wurzelstock kurz walzlich, oft von zahlreichen Fasern vorjähriger Blattscheiden und Blattstielen umgeben, mit wenigen langen, fleischigen Wurzeln, kahl. Stängel aufrecht, unten meist abstehend, oben anliegend stark behaart. Grundblätter mit matter, hellgrüner, dicht seidig behaarter Blattspreite, diese zuerst im Umriss unregelmäßig rundlich oder nierenförmig, bei späteren Blättern mehr 5-eckig, zweifach bis nahe zum Grund oder nur bis zur Mitte geteilt. Der mittlere Abschnitt ist schmal oder breit verkehrt-eiförmig, gegen den Blattgrund keilförmig verschmälert oder eingeschnürt und selten über die Mitte hinaus zweigeteilt. Zähne länglich bis 3-eckig, meist scharf zugespitzt. Kleinere Stängelblätter meist nicht ganz bis zum Grund in 3–5 schmal bis breit lanzettliche Abschnitte geteilt. Abschnitte 4–10 mal so lang wie breit, im untersten Drittel am breitesten. Blütenstiele dicht seidig behaart. Blüten 1–4(–6) je Stängel, 1–2,5 cm im Durchmesser. Kelchblätter dicht anliegend oder abstehend behaart. Kronblätter verkehrt-eiförmig, abgerundet, glänzend goldgelb, am Grunde mit klappenförmiger Nektarschuppe. Torus oben zerstreut behaart oder nur mit einem endständigen Haarbüschel versehen, Staubfadenansatzstelle kahl. Pollendurchmesser (22,8–)24,2(–25,5) µm. Sammelfrucht mit 25–50 Nüsschen. Nüsschen sehr oft

<sup>40</sup> Nach dem franz. Botaniker D. VILLARS (1745-1814), Professor der Botanik und Direktor des Jardin des Plantes in Grenoble.

kreisrund, seitlich abgeflacht, rundum gekielt, Schnabel deutlich abgesetzt, 0,4–0,7 mm lang, 1/6–1/3 so lang wie das Nüsschen. – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: V–VIII. – Giftig.

**Standort und Vergesellschaftung.** Sehr verbreitet in den Zentralalpen (ersetzt dort weitgehend *R. montanus* s. str.) auf ziemlich feuchten, kalkarmen Böden, Wiesen, Weiden, an grasigen Berghängen (vor allem im Nardion, auch im Caricion curvulae und Poion alpinae) und in lichten Lärchenwäldern zwischen 1400–2800 m (seltener tiefer bis 1100 m).

**Allgemeine Verbreitung.** Von den Seealpen (bis zum Col de Tende) über Cottische Alpen, Dauphiné, Savoyen, Schweizer, Bergamasker Alpen bis nach Ost-Tirol und Bayern (Allgäuer Alpen). Verbreitungskarte: LANDOLT (1954).

**Zonale Arealdiagnose:** sm-(temp)//alp·oz<sub>2</sub>EUR

**Regionale Arealdiagnose:** (nordalp)-west-mittelalpisch//alp

**Verbreitung im Gebiet.** In Deutschland nur im Allgäu: Umgebung von Oberstdorf. In Österreich in Vorarlberg u. Tirol: z. B. Stubai Alpen: Sellrain-Tal; Ötztaler Alpen, Pitztal: Alpen Plangeroß, Gatschkopf südl. Landeck, Ischgl, Hirschbleißenspitze bei St. Anton, Moostal, Nenzigastalpe, Einödsberg. Vereinzelt in Osttirol. In der Schweiz im Tessin: M. Generoso; im nördlichen Tessin verbreitet: Onsernonetal, Maggiatal, Verzascatal, Bleniotal, Lukmanier, oberes Tessental, Bedrettal, Gotthard. Verbreitet in Graubünden: Unterengadin, Ofenpassgebiet, Puschlav, Berninagebiet, Oberengadin, Bergell, Oberhalbstein. Albulagebiet, oberes Prätigau, Schanfigg, Avers, Rheinwald, Misox, Calanca, Adula, Oberalp. Im Wallis sehr verbreitet: Furka, Goms, Grimsel, Aletschgebiet, Lötschental, Gemmi, Alpes de Fully, Gebiet der Dent de Morcles, Simplongebiet, Saastal, Nikolaital, Turtmantal, Zinaltal, Val d'Hérens, Val d'Héremence, Val de Bagne, Gebiet des großen St. Bernhard, Finhaut, Vah d'Illiez. Waadtländer Alpen: Chateau d'Oex, Les Mosses, Ormont, Alpes de Bex. Berner Oberland: südlich der Linie Interlaken-Chateau d'Oex, aber nicht allgemein verbreitet: Grimsel, Mönch, Lauberhorn, Schafberg bei Kandersteg, Lötschenpass. St. Gallen: Brändlinsberg bei Vättis, Valtüsch im Weißtannental, Murgtal, Flumser Großberg, Calfeis, südwestlich der Gardonahütte. Uri: im südlichen Teil verbreitet: Maderanertal, Oberalp, Gotthard, Urseren, Furka, Meiental, Surenen. Italien, Südtirol: Cercena und Schneeberg bei Sterzing (Vipiteno), Ortlergebiet: Stilfser Joch. Gebiet von Bormio. In den Bergamasker Alpen: Presolana. Fehlt in Slowenien.

### 32. *Ranunculus carinthiacus*<sup>41</sup>

HOPPE 1826 in STURM, Deutschl. Fl. **1**, Heft 46. – Syn.: *R. gracilis* SCHLEICHER 1815. Cat. Pl. Helv. **3**: 24. nom. nud.; *R. montanus* WILLD. var. *tenuifolius* DC. 1817, Syst. Nat. **1**: 256. – Kärntner Hahnenfuß. → **Abb. 52 d**.

Halbrosetten-Rhizomstaude, 4–20 (–40) cm hoch. Wurzelstock kurz walzlich, kahl, selten von Fasern umgeben, mit meist nur einem stielrunden Stängel. Stängel unten anliegend, seltener abstehend behaart, meist unverzweigt. Grundständige Blätter glänzend, sattgrün, kahl, nur am Rand hier und da mit Wimpern versehen. Blattspreite im Umriss nierenförmig, bisweilen auch 5- oder 7-eckig, bis fast zum Grund in drei unregelmäßig verkehrt-eiförmige Abschnitte geteilt. Seitliche

<sup>41</sup> abgeleitet von lat. Carinthia = Kärnten. Nach dem Erstfund der Art.

Abschnitte bis über die Mitte 2-teilig. Zipfel länglich bis schmal lanzettlich. Junge Blattspreiten im gefalteten Zustand aufrecht. Kleinere Stängelblätter fast bis zum Grund in 3, 5, oder 7 schmal lanzettliche Abschnitte geteilt, Abschnitte meist mehr als 7mal (6–15 mal) so lang wie breit, etwa in der Mitte am breitesten. Blütenstiele angedrückt seidig behaart. Blüten 1–2(–4) je Stängel, 1,4–2,8 cm im Durchmesser. Kelchblätter länglich lanzettlich, anliegend bis abstehend schwach vor allem an der Basis behaart. Kronblätter goldgelb, glänzend, 0,5–1,3 cm lang, abgerundet, am Grunde mit sehr kurzer Nektarschuppe. Torus an der Spitze mit starkem Haarbüschel oder zerstreut behaart, Staubfadenansatzstelle kahl. Pollendurchmesser (24,3–)24,6(–24,9) µm. Sammelfrucht mit 25–30 Nüsschen. Nüsschen verschieden geformt, mit sehr kurzem, 2–2,5 mm langem, anliegendem Schnabel (→ **Abb. 52 d**). – Chromosomenzahl:  $2n = 16$ . – Blütezeit: IV–VII. – Giftig.

**Standort und Vergesellschaftung.** Ziemlich häufig bis selten in subalpinen und alpinen Steinrasen, auch in lichten Kiefernwäldern, auf mäßig frischen, kalkhaltigen, mild-neutralen, humosen, mehr oder weniger flachgründigen, lockeren Steinböden, in den Alpen vor allem in Seslerietalia-Gesellschaften (z. B. *Caricetum ferrugineae*), auch im *Erico-Pinion*, *Seslerio-Mesobromion*- und *Nardion*. In den Alpen bereits von 800 m an, meist zwischen 1700–2500 m. Nur im Schwäbischen Jura an schattigen Nordhängen bis auf 500 m herabsteigend.

**Allgemeine Verbreitung.** Kantabrisches Gebirge (Picos de Europa), Pyrenäen, Jura, mittlere Schwäbische Alb, nördliche und südliche Kalkalpen (von den Basses Alpes bis Karawanken), Dinariden und Balkan-Halbinsel südwärts bis Griechenland. Verbreitungskarten: LANDOLT (1954, 1956), JALAS & SUOMINEN (1989).

**Zonale Arealdiagnose:** sm-(temp)//salp-alp·oz<sub>1-(3)</sub>EUR

**Regionale Arealdiagnose:** cantab-pyr+illyr-westbalc//alp-west-südalpisch-(rhen)+nordnor//mo-alp

**Verbreitung.** In Deutschland sehr lokal und begrenzt an zahlreichen Stellen im Schwäbischen Jura, z. B. Schmiechtal, Bremelau, Mehrstetten, Marbach, Böttingen, Talheim, Glems, Urach, Dettingen, Hohenstadt, Laichingen, Westerheim, Sappingen, Bermaringen, Grießtal, Weidental. Österreich: Niederösterreich (Raxalpe, Schneeberg, Staff bei Lilienfeld und Kleinzell), Kärnten (Dobratsch, Gailtaler Alpen, Hochstadl, Valentintörl, Martennock bei Spittal, Kühwegeralpe, Karnische Alpen), Steiermark (Gebenzen bei St. Lambrecht). Schweiz: Röthiflüh bei Solothurn; Unterwallis, Waadtländer, Freiburger und Berner Alpen bis zum Gantrisch, Rigi. Schweizer Alpen: La Creux sur Salvan, Alpes de Bex: Luan, Col des Essets, Anzeindaz, Alpes de Montreux, Col de Jaman, Rochers de Naye, Chamossaire, Tremettaz-Moléson, Kaiseregg, Gantrisch am Leiterngrat, Bürglen-Stockhorn, Rigi. Süd- und Mitteljura: Sehr verbreitet durch die französischen und schweizerischen Juraketten vom Salève, Croix de Jean-Jacques und Credo über Reculet, Crêt de la Neige, Mt. Colomby, Dôle, St-Cergue, Marchairuz, Le Sentier, Le Lieu et Le Pont, Mt. Tendre, Dent de Vaulion, Mt. Suchet, Ste-Croix, Chasseron, Mt. Aubert, Flenrier, Pontarlier, Les Ponts-de-Martel, Creux du Van, Noiraigue, Vue-des Alpes, Le Locle, La Sagne usw. bis zum Tête de Ran (Kt. Neuenburg). Italien: Südtirol, Dolomiten (Fischleintal, Hochbrunnenscheid, Höhlenstein, Platzwiese, Toblachersee, M. Piano, Seekofl, Fedajapaß, Val Contrin, M. Vasone, M. Bondone, Bocca di Brenta). Im Comersee-Gebiet (Val Taleggio, Grigna, Corni di Canzo). Slowenien: Karnische Alpen, Polenik, Obstanseralm, Umgebung von Luschan, Raibl, Krain: Schneeberg, Nanos, Vertatscha, Belscica, Mittagkogel, Hochstuhl, Ferlacherhorn, Golica.

Sektion *Ranunculastrum* DC.42. *Ranunculus illyricus*<sup>42</sup>

LINNEAUS 1753, Sp. Pl. 1: 552. – Illyrischer Hahnenfuß, Tafel 5, Fig. 43, 16, Fig. 2. → Abb. 54, 55, 56.

**Literatur.** GROSSHEIM, A.A. 1948: Revue of the genus *Ranunculus*, series *Illyrici*. Bot. Jour. SSSR. 33: 305–314. – MEUSEL, H. & A. BUHL (ed.) 1968: Verbreitungskarten mitteleuropäischer Leitpflanzen 11. Reihe. Wiss. Zeitschr. Martin-Luther Univ. Halle-Wittenberg, math.-nat. Reihe, 17: 377–439. – SLAVÍKOVÁ, Z. 1974: Zur Morphologie der Blütenhülle von *Nigella arvensis* L., *N. damascena* L. und *Ranunculus illyricus* L. Preslia 46: 110–117.

Frühjahrsgrüne Ausläufer-Halbrosettenstaude, (20–) 30–45 (–60) cm hoch, angedrückt glänzend weißzottig behaart, mit 3–9 (–20) fleischig verdickten (bis 11 × 4 mm) Speicherwurzeln und fadenförmigen Nährwurzeln, unterirdische, 3–16 cm lange Ausläufer treibend. Stängel gerade, aufrecht, schlank, ästig, wenig beblättert, 1–12-blütig. Grundständige Laubblätter lang gestielt, 3-teilig mit lineal-lanzettlichen, spitzen, bogennervigen, ungeteilten oder bis zum Grund 3-geteilten Abschnitten, diese (2–)3–8 cm lang, selten einfach fiederteilig mit kürzeren, lanzettlichen Segmenten, oberste ungeteilt. Stängelblätter allmählich kürzer gestielt, 9–3-teilig, die Abschnitte lineal-lanzettlich. Blüten aufrecht, bis 40 mm im Durchmesser. Kelchblätter schmal eiförmig, grün, außen silbergrau zottig behaart, stark zurückgeschlagen, kürzer als die 5 Kronblätter. Kronblätter verkehrt-eiförmig, schwefelgelb, glänzend, 8–20 mm lang, mit langer, klappenartiger Nektarschuppe. Torus kahl. Sammelfrucht zur Fruchtreife eiförmig bis zylindrisch, 7–10 mm lang, 5–6 mm breit. Nüsschen zahlreich (15–30), ± kreisförmig, seitlich stark zusammengedrückt, 2–3 mm lang, schmal geflügelt, mit langem, geradem, spitzem Schnabel (→ Abb. 54). – Chromosomenzahl:  $2n = 16$  u. 32. – Blütezeit: V–VI. – Giftig.

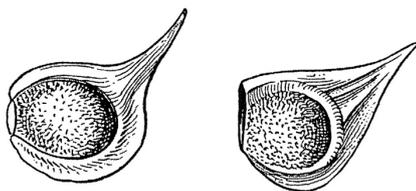


Abb. 54 (oben) | Früchtchen von *Ranunculus illyricus*. Nach J. DAMBOLDT

Abb. 55 | *Ranunculus illyricus*. Foto F. HADACEK



42 *illyricus*, lat. von *Illyria* = Illyrien, Gebiet an der östlichen Adria, nach der Herkunft der Pflanze.

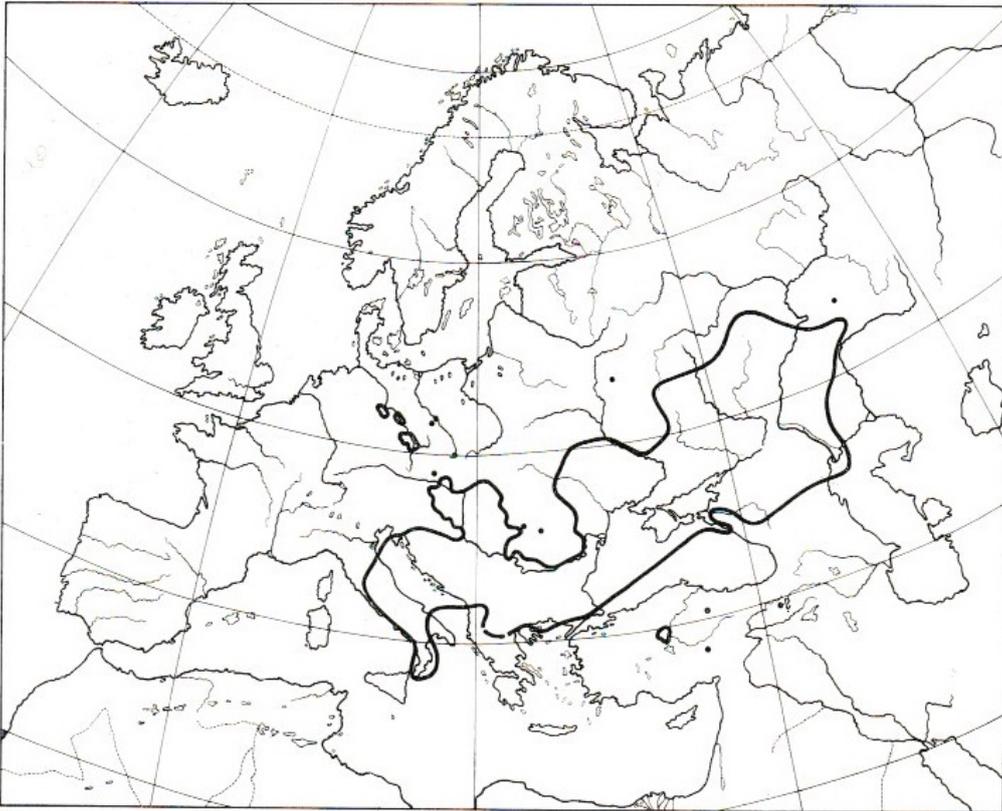


Abb. 56 | Areal von *Ranunculus illyricus*. Nach J. DAMBOLDT

**Standort und Vergesellschaftung.** Im Gebiet in Trockenrasen, häufig auf kalkarmen Böden. Im mittleren Elbtal auch auf kiesig-sandigen Wiesen in trockenen Arrhenatheretalia-Gesellschaften. Sonst Festucetalia valesiaca-Art. In Mitteleuropa sind die Vorkommen mehr oder weniger stark an menschlich beeinflusste Vegetation gebunden. In Südmähren bis 550 m aufwärts.

**Allgemeine Verbreitung.** (→ Abb. 56) Verbreitungsschwerpunkt im pontisch-pannonischen Steppengebiet. Nordwestlich selten und zerstreut bis nach Zentraleuropa (Tschechien; Deutschland: Sachsen-Anhalt und Sachsen) und nach Skandinavien: Öland in Schweden, gelegentlich auch adventiv. In Österreich, Tschechien, Slowakei, Polen (2001 nur noch bei Nowy Korczyn an der oberen Weichsel, bei Proszowice (NO von Krakow), in Schlesien erloschen), Ungarn. Süd- und Mittelitalien nördlich bis zur Linie Tarquinia-Ravenna. Südosteuropa: Balkanhalbinsel (fehlt im mittleren und südlichen Griechenland); im europäischen Russland im zentralen, westlichen und südöstlichen Teil bis zum Ural-Fluss, in der Ukraine, auf der Krim, bei Moskau nur eingeschleppt. In Kleinasien vor allem in Inneranatolien, Kaukasus.

**Zonale Arealdiagnose:** m-sm-(temp)·k<sub>2</sub>EUR-Vorderas

**Regionale Arealdiagnose:** zentralanat-zentral-ostsubmed-pont-pann-(herc)

**Verbreitung im Gebiet.** Fehlt in der Schweiz und im italienischen Teil des Gebiets vollständig. In Deutschland selten und zerstreut im sächsischen Elbtal und im südlichen Sachsen-Anhalt. Vom mitteldeutschen Hauptareal im Magdeburger Ackerland und dem Gebiet um Halle mit wenigen Fundorten ins ostsubherzynische Hügelland bis Quedlinburg ausstrahlend. Vereinzelt Vorkommen auch im Elbtal bei Meißen und von Mühlberg bis Torgau, nördlicher und bei Dresden erloschen. In Österreich in Nieder-

österreich und Burgenland, z. B. Hainburger Berge, Hackelsberg. In Polen früher im oberen Odertal in Schlesien (Boleslawice, Glogow und Kollowki, alle Vorkommen erloschen). In Tschechien im mittel- und nordböhmischen Trockengebiet, an der Elbe und im mittleren und südlichen Mähren.

**Naturschutz und Gefährdung.** Der Illyrische Hahnenfuß ist in Deutschland (Sachsen-Anhalt und Sachsen) stark gefährdet. In Österreich ist die Art ebenfalls gefährdet.

**Jahreszeitliche Entwicklung** (ergänzt von E. Jäger, Halle). In seinem frühjahrsgrünen Entwicklungsrhythmus ähnelt der Illyrische Hahnenfuß der Gartentulpe, deren Herkunft wie das Hauptareal von *R. illyricus* im kontinentalen Westurasien liegt. (Man vergleiche dagegen die herbst-frühjahrsgrünen Arten *R. bulbosus*, *R. psilostachys* und *R. gramineus* mit Verbreitungsschwerpunkt im wintermilderen Mittelmeergebiet.)

Zur Hauptblütezeit Mitte Mai findet man neben den blühenden Pflanzen viele vegetative Exemplare, deren 1–3 Blätter gewöhnlich ungeteilt sind. Diese Pflanzen sind aus vorjährigen (oder älteren) Ausläufern hervorgegangen. Erst wenn sie, manchmal nach Jahren, genügend erstarkt sind und Wurzelknollen mit einem Gesamtvolumen von  $> 15 \text{ mm}^3$  ausgebildet haben, sind sie blühreif und bilden dann geteilte Blätter aus. Die (kugel- bis) spindelförmigen Wurzelknollen leben von Juni bis Juni des nächsten Jahres, die fädigen Nährwurzeln nur von Ende Oktober bis zum nächsten Juni. Die diesjährigen Ausläufer sind zur Blütezeit voll entwickelt, etwa 3–16 cm lang, kaum 0,5 mm dick und sehr zart. Am Ende tragen sie schon die Speicherwurzeln für den Austrieb im nächsten Jahr, aber noch kein Blatt. Nach dem Fruchten im Juni ruhen die Pflanzen bis Ende Oktober. Laubblätter und Wurzeln fehlen dann, die verbindenden Ausläuferabschnitte sterben ab und werden rasch zersetzt, von den Wurzelknollen bleiben nur die neu gebildeten am Leben. Anfang November beobachtet man an den knollentragenden Mutterpflanzen und Ausläuferenden den Austrieb von etwa 5–10 fädigen, ziemlich kurzen und flachstreichenden, bis zur 2. Ordnung verzweigten Nährwurzeln. Zuweilen kann dann auch die von 2–5 Niederblättern umhüllte Innovationsknospe mit einem ersten winzigen Laubblatt austreiben. Auch die ersten Zentimeter der neuen Ausläufer werden jetzt erkennbar. Die Erneuerungsknospe von Pflanzen, die geblüht haben, steht in der Achsel des obersten Rosettenblattes und trägt seit dem Juni einen Kranz neuer Wurzelknollen. Die im April entwickelte Grundblattrosette der Mutterpflanzen liefert die Assimilate für die neuen Wurzelknollen auch am Ende der dann herangewachsenen, etwa 2 cm tief im Boden liegenden Ausläuferenden. Wenn das Volumen der Wurzelknollen den Grenzwert von etwa  $15 \text{ mm}^3$  nicht erreicht, fallen auch Pflanzen, die bereits geblüht haben, ins vegetative Stadium zurück.

Die Art bildet arbuskuläre Mykorrhiza (ROZEK et al. 2018, *Nova Hedwigia* **196**: 473–483).

**Variabilität und systematische Stellung.** *Ranunculus illyricus* ist im Gebiet wenig variabel. Die Art gehört innerhalb von Sektion *Ranunculastrum* zu einem Verwandtschaftskreis, der sein Entfaltungszentrum im ostmediterranean-kleinasiatichen Bereich hat (vgl. → **Abb. 1**).

**Inhaltsstoffe:** Direkter Kontakt mit der Pflanze kann schwere Hautentzündungen hervorrufen (OZTAS et al. 2006, *J. Eur. Acad. Dermatology Venereology* **20**: 1372–1373). ■