

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 54 (1944)  
  
**Artikel:** Vergleichende Untersuchungen über die Anatomie schweizerischer Ranunculus-Arten und deren Gehalt an Anemonol und Saponin  
**Autor:** Bergmann, Marie  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-38522>

### **Nutzungsbedingungen**

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

### **Conditions d'utilisation**

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

### **Terms of use**

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

**Download PDF:** 25.01.2026

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

# Vergleichende Untersuchungen über die Anatomie schweizerischer *Ranunculus*-Arten und deren Gehalt an Anemonol und Saponin.

Von Marie Bergmann.

(Aus dem pharmazeutischen Institut der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich.)

Eingegangen am 4. Mai 1944.

## Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung und Problemstellung . . . . .	400
A. Anatomischer Teil . . . . .	404
a) Zusammenfassung der anatomischen Literatur . . . . .	404
b) Arbeitsmethoden . . . . .	407
c) Vergleichend anatomische Untersuchung der einzelnen Organe . . . . .	409
1. Die Wurzeln . . . . .	409
2. Das Rhizom . . . . .	412
3. Die Stengelorgane . . . . .	418
4. Das Blatt . . . . .	423
5. Die Kelchblätter . . . . .	427
6. Die Honigblätter . . . . .	428
7. Das Androeceum . . . . .	432
8. Das Gynaeceum . . . . .	435
d) Beschreibung der Anatomie der einzelnen <i>Ranunculus</i> -Arten . . . . .	442
1. <i>R. Steveni</i> (Andrz.) Rouy und Fouc. . . . .	442
2. <i>R. acer</i> L. . . . .	445
3. <i>R. breyninus</i> Crantz . . . . .	446
4. <i>R. repens</i> L. . . . .	448
5. <i>R. montanus</i> Willd. . . . .	450
6. <i>R. bulbosus</i> L. . . . .	453
Charakteristik der Gruppe <i>Chrysanthe</i> . . . . .	456
7. <i>R. arvensis</i> L. ( <i>Echinella</i> ) . . . . .	456
8. <i>R. Flammula</i> L. . . . .	460
9. <i>R. Lingua</i> L. . . . .	462
Charakteristik der Gruppe <i>Flammula</i> . . . . .	466
10. <i>R. megacarpus</i> W. Koch . . . . .	466
11. <i>R. cassubicifolius</i> W. Koch . . . . .	469
12. <i>R. argoviensis</i> W. Koch . . . . .	471
13. <i>R. puberulus</i> W. Koch . . . . .	472
Charakteristik der Gruppe <i>Auricomus</i> . . . . .	474
14. <i>R. pygmaeus</i> Wahlenb. ( <i>Pygmaeus</i> ) . . . . .	475
15. <i>R. sceleratus</i> L. ( <i>Hecatonia</i> ) . . . . .	477
16. <i>R. Thora</i> L. ( <i>Thora</i> ) . . . . .	479
17. <i>R. alpestris</i> L. ( <i>Epirotes</i> ) . . . . .	481
18. <i>R. aconitifolius</i> L. ( <i>Leucoranunculus</i> ) . . . . .	483
19. <i>R. parnassifolius</i> L. ( <i>Ranuncella</i> ) . . . . .	485



	Seite
20. <i>R. pyrenaicus</i> L. . . . .	487
21. <i>R. gramineus</i> L. . . . .	489
Charakteristik der Gruppe <i>Graminifolius</i> . . . . .	491
22. <i>R. glacialis</i> L. ( <i>Crymodes</i> ) . . . . .	492
23. <i>Ficaria verna</i> Hudson (Gattung <i>Ficaria</i> ) . . . . .	494
e) Bewertung der Charakterisierungsmerkmale . . . . .	497
f) Schlüssel zur anatomischen Differenzierung . . . . .	499
B. Chemischer Teil . . . . .	502
a) Das Anemonol und seine Derivate (Literatur) . . . . .	502
b) Eigene Versuche mit Anemonol . . . . .	507
c) Versuche über die Hautwirkung verschiedener Hahnenfüße . . . . .	512
d) Saponinvorkommen bei den Hahnenfußarten (Literatur) . . . . .	514
e) Eigene Versuche über Saponingehalt . . . . .	515
C. Zusammenfassung . . . . .	519
Literaturverzeichnis . . . . .	520

## Einleitung und Problemstellung.

Die Gattung *Ranunculus* ist über die ganze Erde verbreitet. Schon in den frühesten Zeiten kamen ihre Vertreter, wie auch heute noch, als Gift- und Heilpflanzen bei den Naturvölkern und in der Volksmedizin zur Anwendung.

Zu Anfang des 19. Jahrhunderts führten die meisten Pharmakopöen ein wässriges Extrakt sowie ein destilliertes Wasser aus bestimmten *Anemone*-Arten, die, ebenso wie manche Ranunkeln, in hohem Maße ein hautreizendes Prinzip enthalten.

Um 1892 waren aber nach Beckurts (38) diese Zubereitungen fast überall wieder aus dem Arzneischatz verschwunden, sicher, weil sie sich als nicht haltbar und deshalb in der Wirkung unzuverlässig erwiesen hatten.

Lange Zeit kannte man den giftig wirkenden, hautreizenden Stoff, das *Anemonol*, nicht. Hermbstätt machte 1818 die ersten Angaben über das « Anemoneum », welches aber dem *Anemonin*, einem Polymerisationsprodukt des blasenziehenden *Anemonols* entspricht.

Die Beziehungen dieser beiden Stoffe zueinander wurden erst in den Jahren 1915—1921 von Asahina (36) klar erkannt. Er stellte ihre Konstitutionsformel auf und bewies sie durch Synthese.

Vom toxikologischen Standpunkt gesehen, behalten die Hahnenfußarten auch heute noch einiges Interesse. Bei Kontakt rufen sie auf der menschlichen Haut eine Dermatitis hervor, wie sie gelegentlich auftritt, wenn Badende im Freien irgendwie Hahnenfußpflanzen gequetscht haben. Früher wurden solche Hautläsionen von Bettlern oft absichtlich erzeugt, um Mitleid zu erregen, und im ersten Weltkrieg sollen frontmüde Soldaten auf diese Weise sogar Yperitverletzungen vorgetäuscht haben. Das *Anemonol* bringt nämlich durch längere Einwirkung auf der Haut ebensolche Geschwüre hervor wie das Senföl.

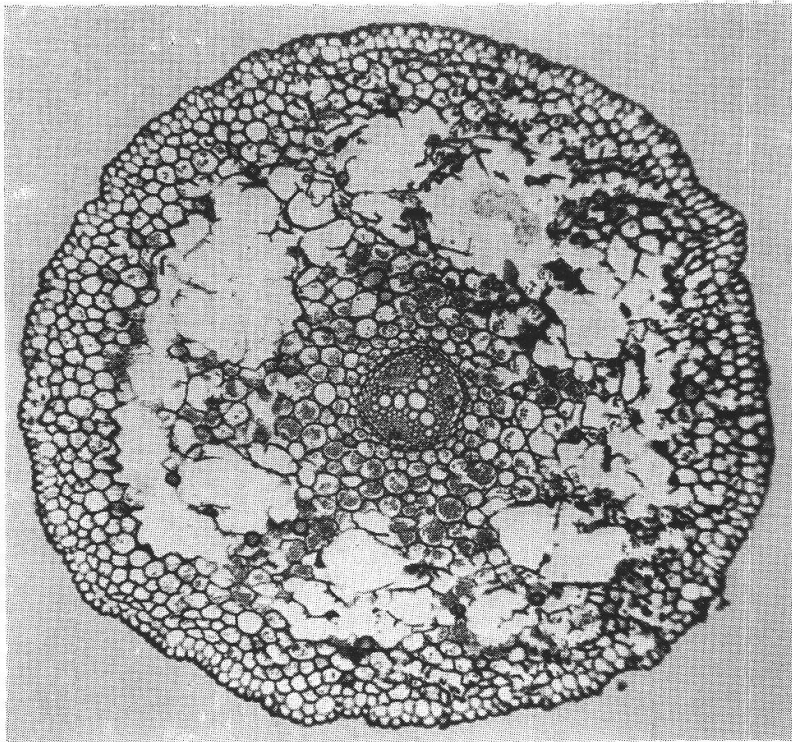


Abbildung 1.  
Wurzel von *Ranunculus breyninus*.  
Querschnitt 60  $\times$ .

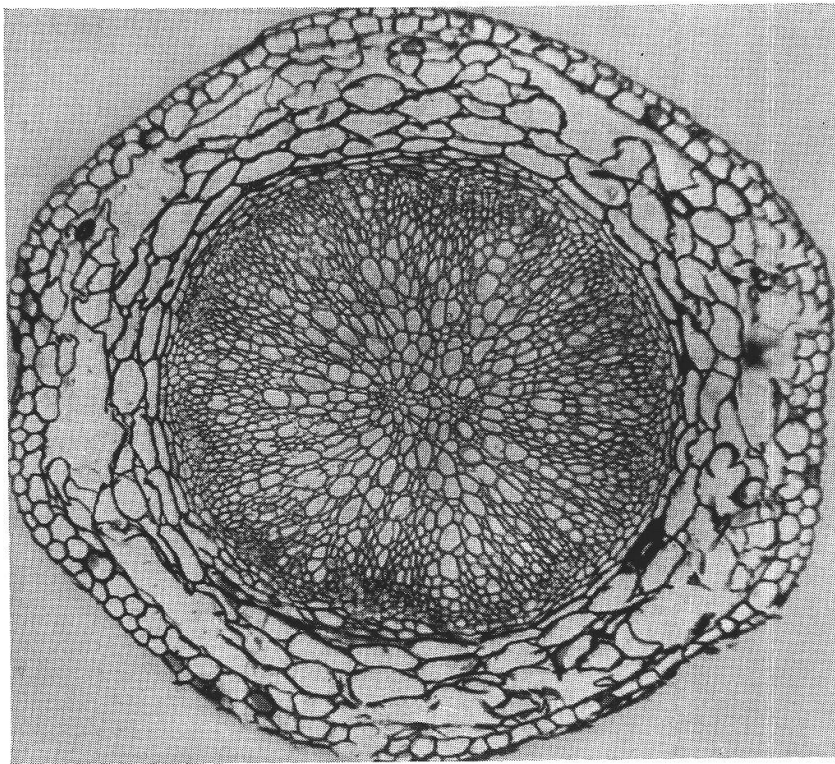
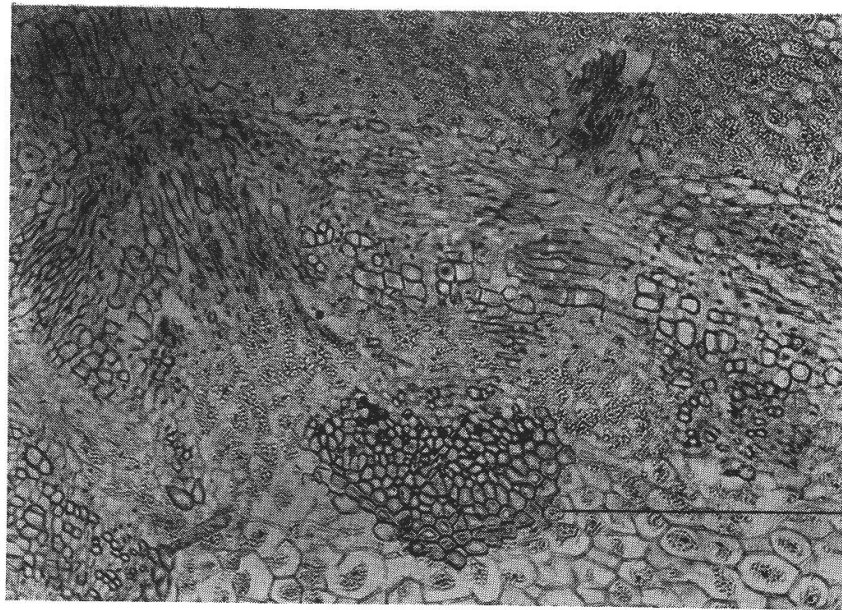
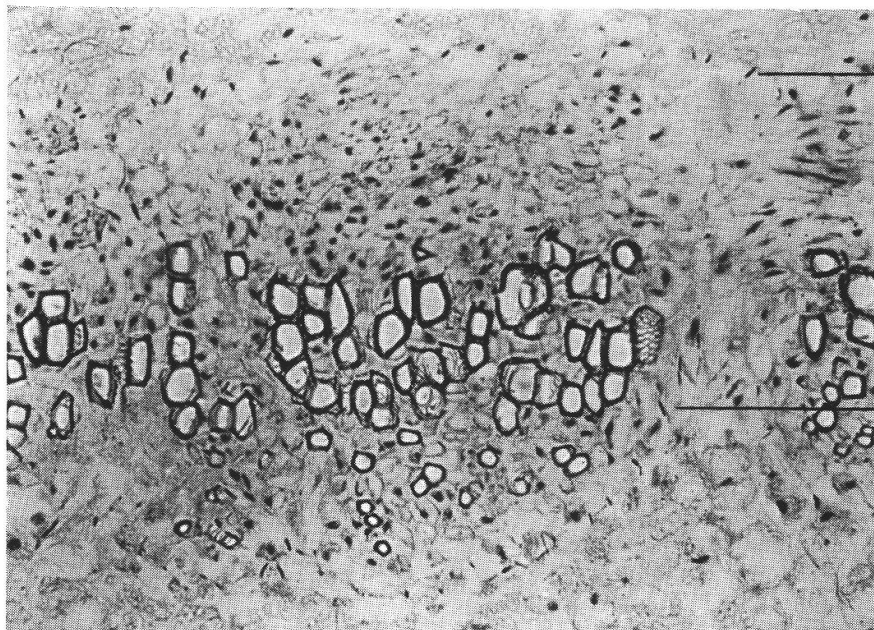


Abbildung 2.  
Wurzel von *Ranunculus arvensis*.  
Querschnitt 60  $\times$ .



alte Xylem-  
gruppe

Abbildung 3.  
Rhizom von *Ranunculus breyninus*.  
Querschnitt 70  $\times$ .



äußere  
Endodermis

innere  
Endodermis

Abbildung 4.  
Rhizom von *Ranunculus argoviensis*.  
Querschnitt 150  $\times$ .  
Wenig primäre Gefäße.





Abbildung 5. Wurzelstock von *Ranunculus arvensis*.  
Querschnitt 22  $\times$ . Markstrahlen schmal; primäre Gefäße zahlreich.

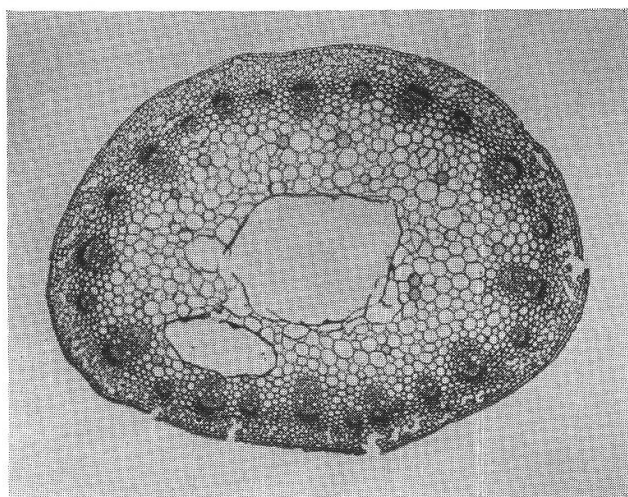


Abbildung 6.  
*Ranunculus aconitifolius*.  
Stengelquerschnitt 27  $\times$ .

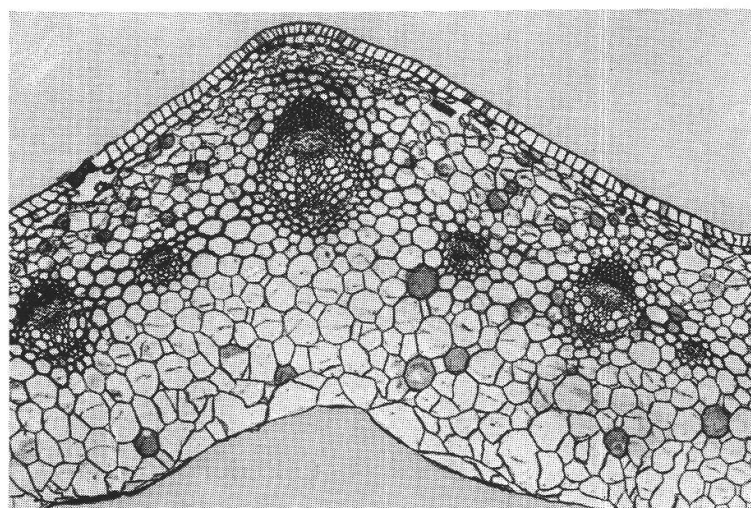


Abbildung 7.  
*Ranunculus*  
*cassubicifolius*.  
Stengelquerschnitt  
45  $\times$ .



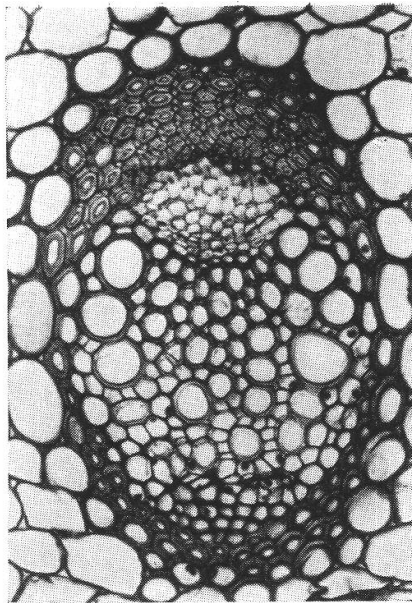
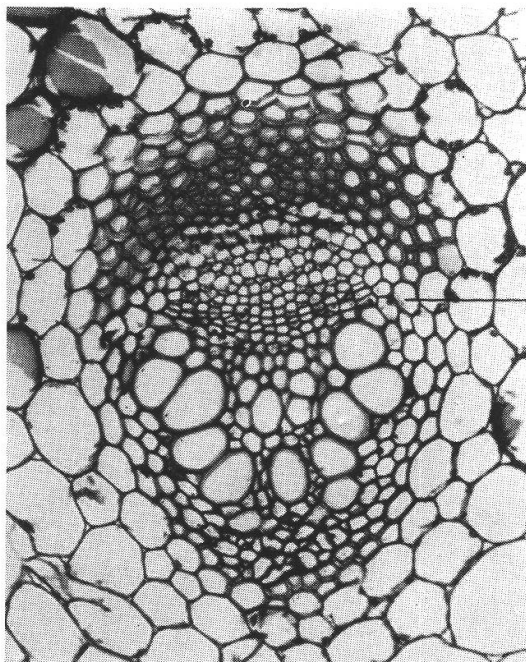


Abbildung 8.  
*Ranunculus breyninus*.  
 Bündelquerschnitt aus dem Stengel 150 X.  
 Umriß elliptisch.



Durchlaßstreifen

Abbildung 9.  
*Ranunculus repens*.  
 Bündelquerschnitt aus dem Ausläufer.  
 Umriß eiförmig.  
 Stärkescheide erkennbar.

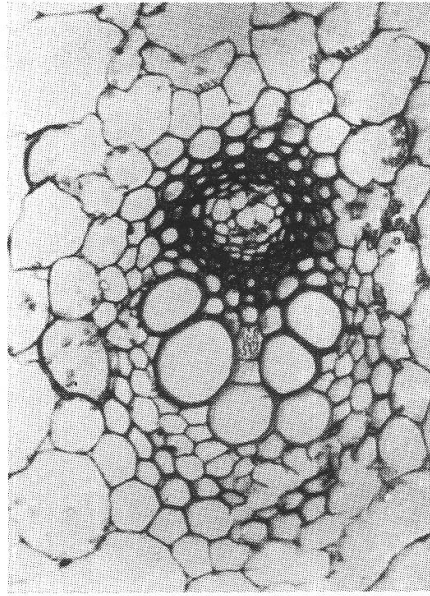
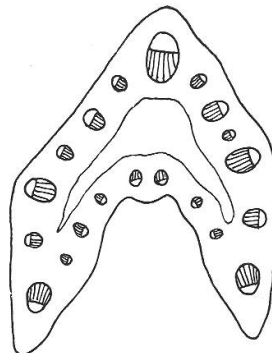


Abbildung 10.  
*Ranunculus Flammula*.  
 Bündelquerschnitt aus dem Stengel 150  $\times$ .  
 Kambium teilweise degeneriert.

Abbildung 11.  
 Längsschnitt durch Honigblatt von *Ranunculus Steveni*  
 mit schräggestellter subepidermaler Stärkeschicht.  
 (Spitzer Winkel gegen Blattbasis geöffnet.)



Abbildung 12.  
 Querschnitt durch den Blattstiel  
 von *Ranunculus cassubicifolius*.



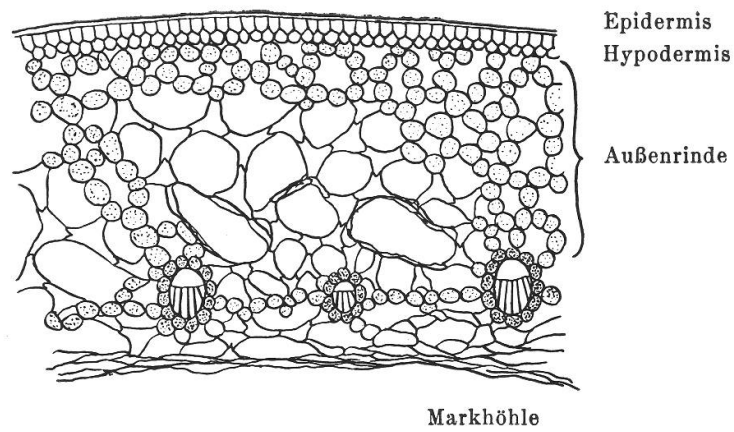


Abbildung 13.

*Ranunculus Lingua.*

Schematische Darstellung aus dem Querschnitt eines chlorophyllfreien Ausläufers : Teilweise kollabierte Zellen der Außenrinde; Verteilung der Stärke.

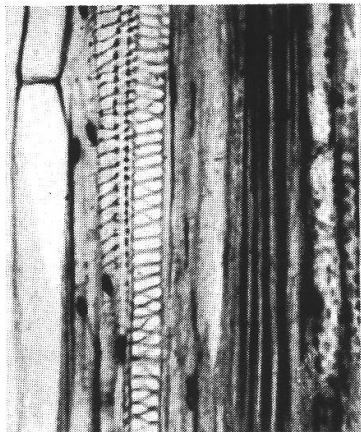


Abbildung 14.

*Ranunculus aconitifolius.*

Längsschnitt durch den Stengel 200  $\times$ .

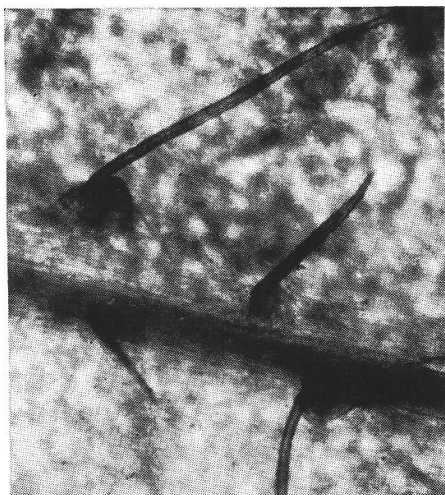


Abbildung 15.

*Ranunculus megacarpus.*

Blattunterseite 75  $\times$ .

Spitze, verholzte Haare, in Epidermishügeln inseriert.

Abbildung 16.  
*Ranunculus Thora*.  
 Blattunterseite 25  $\times$ .  
 Längs den Nerven Anemonindrusen.

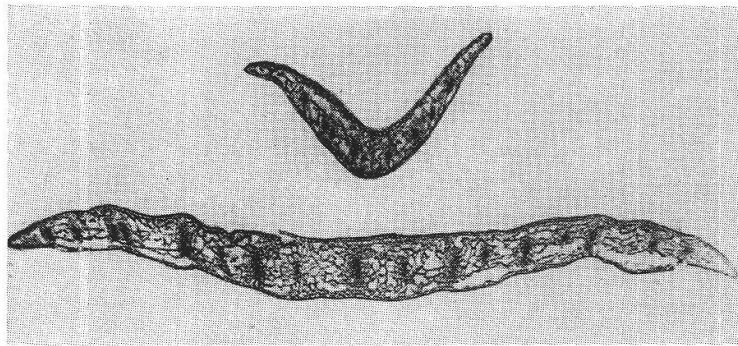
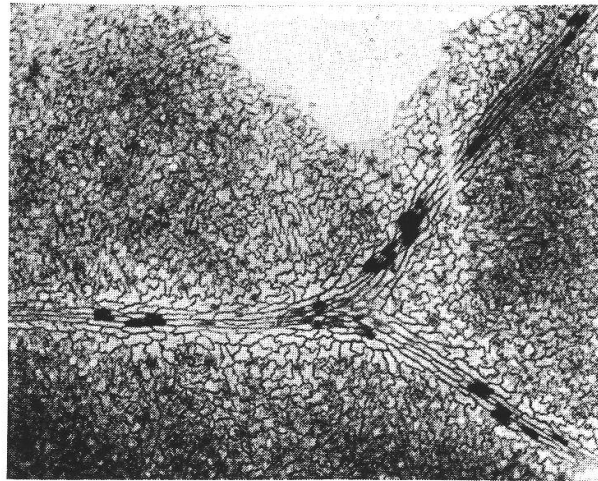


Abbildung 17.  
 Honigblatt von *Ranunculus gramineus*.  
 Querschnitt 22  $\times$ .  
 Freistehender, dorsaler Lappen innerviert.

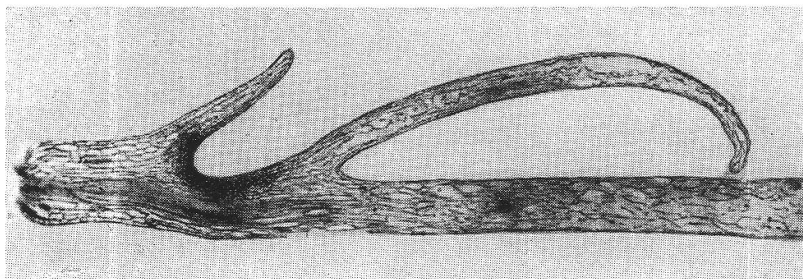


Abbildung 18.  
 Honigblatt von *Ranunculus gramineus*.  
 Längsschnitt 22  $\times$ .  
 Ventraler Auswuchs, das Nektarium deckend.  
 Dorsaler Auswuchs oberhalb des Nektariums,



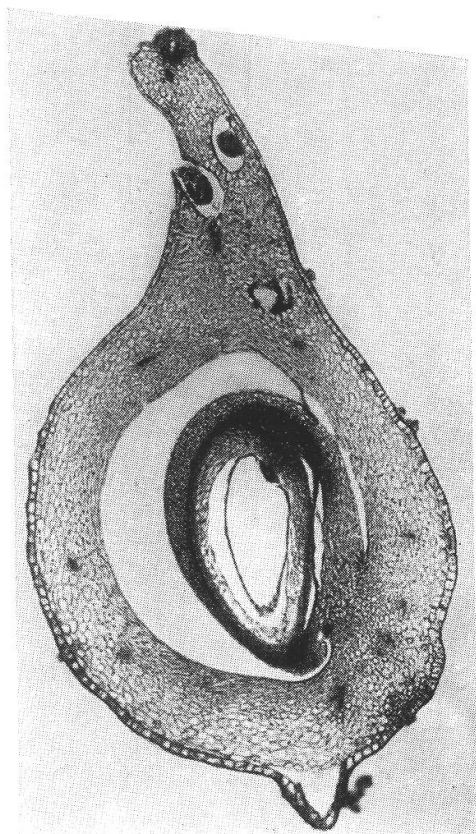
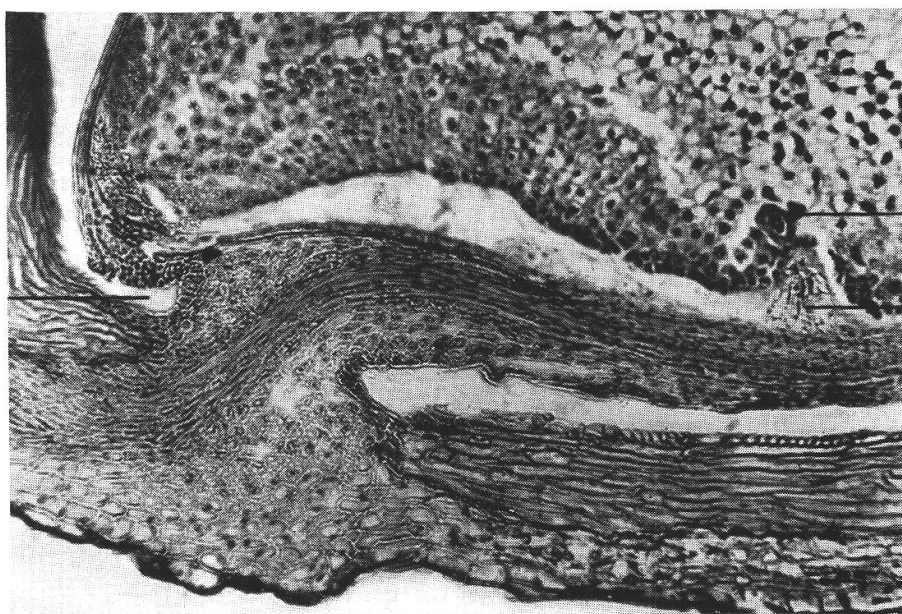


Abbildung 19.  
Frucht von  
*Ranunculus Thora*.  
Medianschnitt 20  $\times$ .  
Samenanlage mit Embryosack.

Mikropyle



Endosperm

— Antipodenzelle

— halsartiger Rest des  
Nuzellus

— Endokarp, transver-  
sale Fasern

— Mesokarp, längs-  
gerichtete Fasern

— Exokarp, Parenchym

Abbildung 20.  
Frucht von *Ranunculus breyninus*.  
Medianschnitt 50  $\times$ .

Bei den Haustieren treten nach Genuß von frischem Hahnenfußkraut Vergiftungen auf, so besonders bei Kaninchen und beim weiden den Großvieh. Das getrocknete Kraut ist dagegen weit weniger giftig.

Neuerdings wurde sogar eine Bienenkrankheit als *Anemonol*-Vergiftung erkannt (M o r g e n t h a l e r und M a u r i z i o [53]).

Die Ansichten verschiedener Autoren über den Grad der Giftigkeit mancher *Ranunculus*-Arten gehen auseinander. In einer neuern italienischen Arbeit aus dem Jahre 1931 wird von G a l l e t t i (41) der Versuch gemacht, Vergiftungserscheinungen beim Vieh infolge Genusses von frischem Hahnenfußkraut auch auf dessen Gehalt an « saponinähnlichen », hämolytischen und lipolytischen Substanzen zurückzuführen.

Eine quantitative Bestimmungsmethode für *Anemonol* ist noch nicht bekannt; ebenso fehlten vergleichende Untersuchungen über die Hautreizwerte verschiedener *Ranunculus*-Arten sowie vergleichende Saponinbestimmungen.

Anatomisch sind die *Ranunculus*-Arten wenig untersucht. Eine umfassende anatomisch-vergleichende Arbeit über verschiedene *Ranunculus*-Arten findet sich in der bisherigen Literatur nicht.

Das Ziel dieser Arbeit war :

- A. Anatomisch-mikroskopische Untersuchung der wichtigsten schweizerischen *Ranunculus*-Arten unter Berücksichtigung sämtlicher Pflanzenorgane und ihre Differenzierung.
- B. 1. Ausarbeitung einer quantitativen Bestimmungsmethode für *Anemonol* und deren praktische Auswertung an der Pflanze.  
2. Bestimmung der hämolytischen Indices zur Beurteilung des Saponingehaltes.  
3. Vergleichende Hautreizversuche mit Frischdroge von den zur Verfügung stehenden *Ranunculus*-Arten.

Ursprünglich waren die Abschnitte A und B als gleichwertige Teile der Arbeit gedacht. Da es aber nicht gelang, eine Bestimmungsmethode für das *Anemonol* zu finden, die uns den Gehalt des frischen Blattes ermitteln ließ, wurde das Hauptinteresse auf den anatomisch-mikroskopischen Teil verlegt. Die Ergebnisse der für den zweiten Abschnitt gemachten Versuche werden in einem kleinen Kapitel besprochen. Sie führten zu einigen an sich nicht uninteressanten Resultaten. Zum Schluß folgen die Ergebnisse der Saponinbestimmungen und jene der Hautreizversuche.

Es war ursprünglich nicht unser Ziel, uns mit der Systematik der *Ranunculus*-Arten auseinanderzusetzen. Doch schien es der Übersicht wegen zweckmäßig, unsere Arbeit nach einer systematischen Grundlage zu ordnen. Aber es zeigte sich, daß wir keine der bestehenden Einteilungen direkt übernehmen konnten. Sie gehen unter sich ziemlich weit aus-



einander, und die Systematik der *Ranunculus*-Arten ist noch nicht fertig abgeklärt.

Das System von Engler und Prantl (3) ist das umfassendste, aber manche Sektionen (so besonders *Hypolepium* mit *R. glacialis*, *R. pyrenaicus*, *R. parnassifolius*, *R. gramineus* und *R. aconitifolius*) entsprechen einer natürlichen Gruppierung der Arten nicht.

Die neuesten systematischen Arbeiten von Benson (2) 1936 und von Ovczinnikov (20) 1937 beschränken sich auf geographisch begrenzte Gebiete. Die meisten Vertreter aus Prantls Sektion *Hypolepium* werden nicht berücksichtigt. Benson hat eine Fortsetzung seiner Arbeit in Aussicht gestellt, doch war sie uns wegen des Krieges nicht zugänglich.

Wir sahen uns deshalb genötigt, Lücken in der systematischen Einteilung nach den Ergebnissen unserer eigenen Untersuchungen auszufüllen. Das Gesamtbild der anatomischen Struktur lieferte in den meisten Fällen gute Anhaltspunkte über die Zugehörigkeit einer Art zu einem bestimmten Typus. Dabei scheint es uns wichtig, nicht einzelne Merkmale, sondern ihre Kombination zu beurteilen. Die Gruppierung der von uns untersuchten Spezies erfolgte in diesem Sinne. Soweit als möglich haben wir die Einteilung Bensons (2) übernommen. Daneben konsultierten wir zur Unterbringung der verbleibenden Vertreter die Systeme von Spach (30) und von Rouy und Foucaud (23).

Für die grasblättrigen Arten *R. pyrenaicus* und *R. gramineus* mußten wir eine eigene Sektion *Graminifolius* abtrennen. Der anatomische Bau dieser beiden Spezies ist von dem aller andern (auch von *R. parnassifolius*) stark verschieden. Daher scheint uns die Aufstellung einer neuen Gruppe wohlbegründet.

Bei *R. pygmaeus* glauben wir sicher, daß er nicht zu den *Auricomis* gehört, wo er bisher meist untergebracht wurde. Wir müssen ihn deshalb ebenfalls ausscheiden und stellen ihn allein. Leider lagen uns nicht alle Organe der Pflanze zur Untersuchung vor. Da die Beurteilung bei Vertretern von kleinem, zartem Wuchs ohnehin schwierig ist, hatten wir nicht genügend Anhaltspunkte, um ihn mit *R. alpestris*, dem er in vielem gleicht, in nahe Beziehung zu bringen. Ähnlich gebaut sind bei beiden Arten die Blattstiele, die Blätter und die Frucht. Dagegen scheinen im Bau der Gefäßbündel Differenzen zu bestehen, die an reichlichem, frischem Pflanzenmaterial noch genauer festgestellt werden müßten. Auch bei der Untersuchung der Blütenorgane beider Spezies sind größere Unterschiede zu erwarten. Die von uns gefundenen Bestimmungsmerkmale genügen in diesem Fall nur zur anatomischen Differenzierung der Arten, die wir uns in erster Linie zum Ziel gesetzt hatten.

Die Zahl der uns vorliegenden *Ranunculus*-Spezies ist klein, wenn es sich darum handelt, übergeordnete systematische Beziehungen auf-

zufinden. Daher haben wir auf eine Zusammenfassung der Gruppen in Subgenera verzichtet.

Es soll hier noch auf eine Schwierigkeit hingewiesen werden, die sich aus den systematischen und blütenbiologischen Verhältnissen der Hahnenfüße ergibt. Koch (10) und Häfliger (5) haben die Aufspaltung der Arten im Formenkreis der *Auricomi* studiert. Bastarde konnten innerhalb dieser Gruppe im Experiment noch nie erhalten werden. Aber auch bei den andern R.-Arten kommen Kreuzungen wohl sehr selten vor. Dagegen sind von einer Spezies oft verschiedene Kleinarten bekannt, die ein mehr oder weniger beschränktes Areal haben. Es ist anzunehmen, daß manche von ihnen noch nicht beschrieben sind, und wir haben sie in unserer Arbeit nicht berücksichtigt. Dafür nennen wir zur sicheren Definition der Spezies immer auch die Fundorte.

### Spezies-Verzeichnis :

#### Gattung *Ranunculus* L.

##### Sektion *Chrysanthé* Spach

1. *R. Steveni* (Andrz.) Rouy et Fouc.
2. *R. acer* L.
3. *R. breyninus* Crantz
4. *R. repens* L.
5. *R. montanus* Willd.
6. *R. bulbosus* L.

##### Sektion *Echinella* DC. (*Pachyloma* Spach)

7. *R. arvensis* L.

##### Sektion *Flammula* Webb.

8. *R. Flammula* L.
9. *R. Lingua* L.

##### Sektion *Auricomus* Spach

10. *R. megacarpus* W. Koch
11. *R. cassubicifolius* W. Koch
12. *R. argoviensis* W. Koch
13. *R. puberulus* W. Koch

##### Sektion *Pygmaeus* n. s.

14. *R. pygmaeus* Wahlenb.

##### Sektion *Hecatonia* Lour.

15. *R. sceleratus* L.

##### Sektion *Thora* DC.

16. *R. Thora* L.

##### Sektion *Epirotes* Prantl

17. *R. alpestris* L.



Sektion *Leucoranunculus* Boiss.

18. *R. aconitifolius* L.

Sektion *Ranuncella* Spach

19. *R. parnassifolius* L.

Sektion *Graminifolius* n. s.

20. *R. pyrenaeus* L.

21. *R. gramineus* L.

Sektion *Crymodes* A. Gray

22. *R. glacialis* L.

Gattung *Ficaria* Dillen

23. *Ficaria verna* Hudson.

Die nötigen Angaben über Fundorte der selteneren Vertreter verdanken wir Herrn Prof. W. K o c h vom Institut für spezielle Botanik der ETH. Er stellte uns auch viele Pflanzen aus dem Institutsgarten zur Verfügung und unterstützte uns bei der Beschaffung des Materials auf jede Weise. Er gestattete uns, seltenere Pflanzen dem Obergärtner des Institutes, Herrn R i e t h m a n n, in Pflege zu geben, so daß es gelang, sie zu überwintern. Im folgenden Jahr konnten noch fehlende Pflanzenteile wie Blüten oder Früchte von der lebenden Pflanze zur Untersuchung gewonnen werden. Gleichzeitig hatten wir so auch für die Saponin- und Hauteizversuche frisches Material, selbst von selteneren Vertretern, zur Verfügung. Für dieses freundliche Entgegenkommen und die wertvolle Mithilfe danken wir Herrn Prof. K o c h und auch Herrn Obergärtner R i e t h m a n n an dieser Stelle bestens.

## A. Anatomischer Teil.

### a) Zusammenfassung der bisherigen Untersuchungen.

#### *Wurzeln und Rhizome.*

Engler und Prantl (3) unterscheiden zwischen fleischigen und faserigen Wurzeln. Bei den meisten *R.*-Arten seien die Wurzeln ohne Kambium. Hinweis auf Sklerenchymbildungen in den Wurzeln aller einjährigen Ranunculaceen. — Die Rhizome besitzen stets einen Kambiumring.

Maxwell (15) teilt die Wurzeln der Ranunculaceen in solche, die nur geringe oder keine sekundären Strukturänderungen erfahren, und solche mit sekundären Änderungen. Zur ersten Gruppe zählen die auch in unserer Arbeit behandelten Arten *R. acer* und *R. bulbosus*. Die Wurzelstruktur bleibt radiär. Zur zweiten Gruppe gehört, als einziger von den Hahnenfüßen die Maxwell untersucht hat, *R. sceleratus* mit sekundären Xylemstrahlen.

Strasburger (31) gibt an, daß in den Wurzeln eine Zeitlang ein Kambium tätig sei. Die Endodermis hat radial verstärkte Wände

(Kork). In der äußersten, an die Epidermis angrenzenden Rindenschicht kommen ähnliche Zellen vor.

H a w k e r (7) sucht Zusammenhänge zwischen dem Geotropismus junger Wurzelspitzen und der Anwesenheit von Statolithenstärke.

### *Stengel und Blätter.*

S t r a s b u r g e r (31) beschreibt die Anatomie eines Ausläufers von *R. repens*. Er erwähnt die sogenannte Stärkescheide der Gefäßbündel.

N e s t l e r (18) bespricht zuerst eingehend die Blattoberfläche von 13 verschiedenen *Ranunculus*-Arten, dann den anatomischen Bau der Blattstiele und der Blattspreiten. Er erwähnt als erster die zartwandigen Haare auf der Blattoberfläche von *R. acer*, *R. repens* und *R. bulbosus*, die er « Saugtrichome » nennt, und das Vorkommen von Ca-Oxalatkristallen in der Blattepidermis und den verholzten spitzen Haaren. Auch im Parenchym findet er Oxalat. Er gruppiert die Arten nach Form und Vorkommen der Sklerenchymscheiden im Blattstiel, doch ohne Berücksichtigung ihrer Veränderlichkeit im Lauf der Vegetationsperiode.

M e y e r s Arbeit (16) war uns wegen des Krieges leider nicht zugänglich. Nach dem von N e s t l e r gemachten Zitat hat er den sogenannten Festigungsring um die Gefäßbündel der Ranunculaceen systematisch ausgewertet.

N e s t l e r (19) macht Studien über Entwicklung und Funktion der Wasserspalten. Es sind Stomata, welche aber das Wasser vorwiegend in flüssiger Form ausscheiden. Die zwei Arten von Spaltöffnungen entwickeln sich bei den Ranunculaceen aus der Abteilung einer Epidermiszelle. Diese teilt sich zu zwei Schließzellen. Neben- oder Hilfszellen kommen nicht vor. Unter den Wasserspalten liegt chlorophyllfreies Gewebe = Epithem.

M a u e (13) hat eine differentialdiagnostische Tabelle zur Unterscheidung verschiedener Ranunculaceen nach Merkmalen ihrer Blattoberfläche ausgearbeitet. Die Blätter von *Ficaria verna* und *R. acer* werden beschrieben.

S m i t h (28) findet, daß die Stomata bei den schmalblättrigen *Ranunculus*-Arten zum Teil sehr regelmäßig in der Längsrichtung orientiert sind. Bei den handblättrigen Arten gibt der Hauptnerv jedes Segmentes die Hauptrichtung an, doch tritt hier immer eine gewisse Zahl nicht parallel gestellter Stomata auf.

S m i t h (29) untersucht den Gefäßverlauf in der Blütenachse der Ranales. An der aufgerollten Achse bilden die Gefäße ein Netzwerk, von dem die Spuren direkt zu den Blütenorganen abgehen. Die Sepala erhalten drei Stränge, ebenso die Honigblätter; doch ist die Innervierung der beiden Organe nicht homolog. Die Stamina erhalten je ein Bündel,



das sich nicht verzweigt. Dagegen teilt sich das eine Gefäßbündel, welches zu jedem Karpell führt, nachträglich in der Fruchtwand auf.

Hirmer (9) und Schöffel (27) beschäftigen sich mit der Organstellung im Pflanzenreich und besonders mit der Schraubenstellung. Schöffel führt die betreffenden Untersuchungen an der *Ranunculus*-Blüte durch und weist nach, daß alle ihre Blütenorgane schraubig angeordnet sind.

#### *Blütenorgane.*

Moebius (17) untersucht die gelben Honigblätter der Ranunkeln auf ihren Lackglanz. Er findet, daß die ölhaltige obere Epidermis und die mit Stärke angefüllte Subepidermis daran beteiligt sind.

Köstlin (11) interessiert sich für die Honigblätter der gelben Ranunkelblüten. Die obere Epidermis stirbt beim Aufblühen ab, Zellkerne und Chromatophoren zerfallen, und es entsteht fettes Öl, welches sich mit dem Karotin aus den Chromoplasten vermischt. Der Glanz der Korolle soll nach Köstlin allein die Reflexwirkung der glatten obern Epidermis sein.

Parkin (21) definiert seinerseits die Bedingungen für den Hochglanz der Petalen. Er untersucht die stärkehaltige Schicht näher und findet Unterschiede bei verschiedenen Spezies. Außerdem beschreibt er die Formen der Nektarien mit ventraler oder dorsaler Honigschuppe.

Schaffnith (25) gibt eine Übersicht über die Nektarien der Ranunculaceen.

Arber (1) studiert die Gefäßbündelversorgung der Nektardrüsen. In einem Fall beobachtet sie ein invertiertes Bündel in einer anormal großen ventralen Honigschuppe. Bei dorsalen Honigschuppen konnte sie keine Innervierung feststellen und auch die Versorgung der Nektarien nicht verfolgen, da die Bündel sehr wenig verholzt waren.

Maurizio (14) referiert über die Methoden der Pollenanalyse.

Kumazawa (12) beschreibt und zeichnet die Pollenformen der meisten in unserer Arbeit untersuchten *Ranunculus*-Arten.

Prantl (22) gibt die systematische Einteilung der *Ranunculus*-Spezies, wie sie, etwas vereinfacht, von Engler und Prantl (3) in « Die natürlichen Pflanzenfamilien » übernommen wird.

Benson (2) unternimmt die systematische Einteilung der Hahnenfüße, welche in den pazifischen Staaten Amerikas vorkommen. Dabei greift er auf ältere amerikanische Systeme zurück sowie auf die Arbeit des französischen Systematikers Spach (30).

Ovczinnikov (20) behandelt die Systematik der russischen Ranunkeln. Er führt eine ziemlich weitgehende Unterteilung der systematischen Einheiten durch. Seine Namengebung weicht von derjenigen Bensons (2) ab.

Wiegand (33) beschreibt u. a. die Früchte von 8 verschiedenen *Ranunculus*-Arten, von welchen aber nur *R. acer* und *R. sceleratus* in unserer Arbeit vertreten sind.

van Wisselingh (34) zitiert eingehend zahlreiche Autoren, die seit 1885 über die Samenschale der Ranunculaceen geschrieben haben. Die Meinungen über die Zahl der Integumente und ihre Entwicklung gehen auseinander. Wisselingh hat *R. auricomus*, *R. acer* und *Ficaria verna* untersucht.

Sargant (24) gibt an, daß die Samen von *Ficaria verna* sehr klein und unentwickelt sind. Sie wachsen noch während eines ganzen Jahres in der Frucht weiter und keimen erst im zweiten Frühjahr.

Strasburger (31) beschreibt den Bau der Ranunculaceen-Früchte am Beispiel von *Aconitum Napellus* und *Delphinium Ajacis*.

Häfliger (5) macht embryologisch-zytologische Untersuchungen an 14 *Ranunculus*-Arten der *Auricomus*-Gruppe. Alle von ihm untersuchten Vertreter dieses Formenkreises erwiesen sich als pseudogam.

## b) Arbeitsmethoden.

Zur Untersuchung verwendeten wir fast nur frisch präparierte Pflanzen. Herbarmaterial erwies sich in vielen Fällen als unbrauchbar und wurde daher nur ergänzungsweise beigezogen. Vorteile bot es einzig zum Studium der Blattoberflächen.

Dies ist ein Grund, weshalb uns, besonders von den selteneren Hahnenfüßen, nur ein begrenztes Material zur Verfügung stand. Andererseits war es auch nicht möglich, die Untersuchungen aller Pflanzenorgane noch an zahlreichen Exemplaren der einzelnen Spezies durchzuführen, da die Liste der ausgewählten Arten schon ziemlich groß ist. Immerhin wurden bei den seltenen Vertretern, soweit sich Gelegenheit bot, Pflanzen von wenigstens zwei auseinanderliegenden Fundorten verwendet, und bei den häufig vorkommenden konnten 3—4 verschiedene Fundorte berücksichtigt werden.

Durch diese Beschränkung des Pflanzenmaterials wurde die Bewertung der gefundenen Merkmale weitgehend bestimmt. Messungen von Zellen wie Stomata, Haaren, Fasern usw. nahmen wir regelmäßig vor. Doch sollen sie nur Anhaltspunkte geben, da wir in den meisten Fällen über die Variabilität dieser Werte keine nähern Angaben machen können. Nur ausnahmsweise durften wir ihnen mehr Bedeutung beimessen.

Größere Sicherheit boten für uns jene Unterscheidungsmerkmale, die offensichtlich auf einer erblichen Anlage beruhen, und die von äußern Einflüssen des Standortes oder von den Entwicklungsmöglichkeiten des Individuums weitgehend unabhängig sind. Daher wurde mehr



Wert auf die Ausbildungsformen der Bündelelemente gelegt, welche sich für die einzelnen Arten als durchaus charakteristisch erweisen. Sie finden ihre besonders typische Ausbildung in den Stengelorganen, vor allem im Hauptstengel. Zur Differenzierung der verschiedenen Spezies eigneten sich daher in erster Linie die Stengelorgane. Außerdem sind sie als Untersuchungsmaterial leicht zugänglich, und es kann ohne großen Nachteil auch Herbarmaterial verwendet werden. In den meisten Fällen genügen ein unteres oder mittleres Stück des Hauptstengels (resp. Blütenstiels) und eine Blütenachse zur sichern anatomischen Bestimmung der Art. Gelegentlich wurden noch die Haarformen der Blattoberseite zur Differenzierung beigezogen. Die Beschreibungen der übrigen Pflanzenorgane dienen mehr der Charakterisierung der Gattung und ihrer einzelnen Vertreter, obwohl sich auch hier typische Merkmale finden.

Um alle Vergleichsmöglichkeiten auszunützen, gingen wir so vor, daß jeweils die entsprechenden Pflanzenorgane sämtlicher Spezies nacheinander studiert wurden. Bei der Beschreibung erwies es sich dann als zweckmäßig, die Untersuchungsergebnisse in einem allgemeinen Teil zusammenzufassen und den speziellen Abschnitten vorzuschicken. Die Einzelbeschreibungen konnten auf diese Weise wesentlich kürzer gehalten werden.

Zur Herstellung unserer Präparate wandten wir folgende Methoden an. Die frischen Pflanzenorgane wurden in einer etwas modifizierten Carnoy-Mischung fixiert (Alkohol 80 cc, Eisessig 10 cc, Glyzerin 10 cc), dann in Paraffin eingebettet. Als Farbstoffe kamen entweder Thionin allein (1 % wäßrige Lösung), oder Hämatoxylin Ehrlich, letzteres meist in Verbindung mit Safranin, zur Anwendung. Im allgemeinen machten wir von derselben Schnittserie je ein Thionin- und ein Hämatoxylin-Safraninpräparat zum Vergleich. Thionin erwies sich als ein sehr empfindlicher Farbstoff, welcher einerseits den plasmatischen Zellinhalt kräftig färbt und in feinen Nuancen differenziert; andererseits zeigt er jeden Grad von Verholzung deutlich an und bringt besonders die Wandstruktur verholzter Elemente schön zur Geltung. Die Präparate wurden zuerst mit Thionin überfärbt, dann in Wasser gespült und in Alkohol und Alkohol abs. differenziert, bis sie den gewünschten Grad von Farbtiefe und Durchsichtigkeit erreicht hatten. Dann führten wir sie in Xylol über und schlossen sie, ebenso wie die Hämatoxylinpräparate, in Clarite, einen synthetischen Kanadabalsam-Ersatz, ein. Die optimale Nuancierung der Farbtöne erreichen die Thioninpräparate erst ein par Tage nach der Einbettung.

Im Gegensatz zum Thionin eignet sich Hämatoxylin besser zur Färbung solcher Objekte, die vorwiegend aus nur zellulosischen Elementen bestehen und deren Gewebe nicht sehr plasmareich sind. Für die Schnittserien der Honigblätter kam z. B. nur Hämatoxylinfärbung in Frage.

Die Haltbarkeit der Präparate in Clarite war nicht ganz befriedigend. Die Hämatoxylinfärbungen bleichten ziemlich bald vom Rand her aus.

Als Vergleich zu den Dauerpräparaten wurden, besonders bei den Stengelorganen, stets auch Chlorzinkjod- und Phlorogluzin-HCl-Präparate untersucht. Dazu verwendeten wir nicht gefärbte, nicht eingeschlossene Schnittserien, die sonst gleich behandelt worden waren wie die übrigen. Sie können nach der Untersuchung mit Chlorzinkjod oder Phlorogluzin-HCl leicht ausgewaschen und mit Alkohol gehärtet werden und sind so mehrmals brauchbar.

Die Färbungen mit Chlorzinkjod und Phlorogluzin-HCl prüften wir vergleichsweise auch an Frischmaterial.

In einigen Fällen kamen noch andere Methoden zur Vorbereitung und Färbung der Objekte in Anwendung; dann wird dies im betreffenden Abschnitt des allgemeinen Teils erwähnt.

### c) Vergleichend anatomische Untersuchung der einzelnen Organe.

#### 1. Die Wurzeln.

Literatur: Engler und Prantl (3).  
Maxwell (15).

Die Wurzeln der mehrjährigen *R.*-Arten behalten annähernd primäre Struktur und weichen im Bau nicht stark voneinander ab. Ein sekundäres Dickenwachstum des Zentralzylinders tritt bei *R. arvensis* und *R. sceleratus* auf und vermutlich auch bei andern einjährigen Spezies.

Die Wurzelstruktur ausdauernder Arten ist folgende (vgl. Abb. 1): Zuäusserst findet sich eine kleinzellige *Epidermis* mit konvexen, stark verdickten Außenwänden. Gelegentlich sind ihre Elemente zu Wurzelhaaren ausgewachsen, z. B. oberhalb der Wurzelspitze. Auch an Blattachselknospen von *Ficaria verna* fanden wir Wurzelhaare.

Auf die *Epidermis* folgt eine *Hypodermis* mit größeren, ziemlich regelmäßigen Zellen ohne Stärke. Bei manchen Arten geben die Wände dieser beiden äussersten Schichten Holzreaktion. Mit Sudan III läßt sich gelegentlich auch eine geringe Korkeinlagerung nachweisen. Wo die *Hypodermis* verholzt, kann man oft an ihren Radiärwänden eine radiäre Streifung wahrnehmen. Es handelt sich um schwach verholzte Leisten, welche dünnere, meist zellulose Wandpartien zwischen sich frei lassen. Am deutlichsten ist dies bei manchen weißblühenden Arten sichtbar (vgl. *R. aconitifolius*, *R. parnassifolius*).

Darauf folgt das *Außenrindenparenchym*, dessen Zellen nach innen an Größe etwas zunehmen, und die meist sehr viel Stärke führen. Ihre Wände sind getüpfelt.

Der Zentralzylinder ist von einer mehr oder weniger stark verholzten, meist stärkefreien *Endodermis* umgeben. Auch hier kann wenig



Kork eingelagert sein. Eine stärkehaltige Endodermis findet sich nur bei *Ficaria verna*. Die Ausbildung dieser Zellschicht ist ziemlich typisch. Bei solchen Spezies, die stark zu Verholzung neigen, wie z. B. *R. breyninus*, sind auch die Endodermiszellen der Wurzel kräftig verholzt, und nur über jeder Xylemgruppe bleiben einige Elemente dünnwandig. Bei *R. aconitifolius* und *R. parnassifolius* hat dagegen die Endodermis genau die gleiche Struktur wie die Hypodermis derselben Wurzel. Ihre Zellen weisen an den Radiärwänden ebenfalls verdickte Radiärleisten auf, die mit dünnwandigen Streifen abwechseln. Im Gegensatz zum oben beschriebenen, stark verholzenden Typus sind hier alle Elemente unter sich gleich, und es bestehen keine Unterschiede im Grad der Lignineinlagerung.

Die in unserer Arbeit untersuchten *Auricomi* nehmen in bezug auf den Bau der Endodermis eine Sonderstellung ein. Auch bei ihnen zeigen die Zellen dieser Schicht verholzende Radiärleisten; doch handelt es sich hier eher um eine knotenartige Verdickung, derart, daß zwar die streifige Struktur erkennbar bleibt, die Radiärleisten aber nur auf  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{2}{3}$  der Wandbreite (radiär) deutlich verdickt erscheinen. Man kann in diesem Fall von Casparischen Punkten sprechen. Die Hypodermis der *Auricomus*-Wurzel verholzt nicht oder kaum.

Innerhalb der Endodermis folgt, bei den meisten Spezies gut erkennbar, noch eine weitere stärkefreie, aber unverholzte Zellschicht.

Die Struktur des Zentralzylinders ist etwa gleich häufig triarch oder tetrarch, bei manchen Arten ebenso oft pentarch. Alle drei Strukturformen können an derselben Pflanze vorkommen. Polyarchie haben wir bei *R. pyrenaeus* beobachtet, Diarchie bei *R. arvensis*.

Die primären Xylemgruppen wechseln radiär mit den Phloemgruppen ab. Die Kambiumzone umgibt den Innenrand der Siebteile. Bei jungen Wurzeln wird die Mitte des Zentralzylinders noch von einigen großen, markzellähnlichen, dünnwandigen Elementen eingenommen. Sie entwickeln sich später selbst zu Gefäßen, indem sich ihre Zellwände entsprechend verändern.

Es ist nicht ganz richtig, diese Wurzelstruktur als primär zu bezeichnen. Das schmale Kambium scheidet auch einige Xylemelemente gegenüber den Phloemgruppen nach innen ab. Eine starke Veränderung der primären Struktur tritt allerdings nicht ein, und vor allem wird der Zentralzylinder der Wurzel nicht sekundär verdickt. Seine Entwicklung findet in dem Raume statt, der von der primären Endodermis umschlossen wird.

Andere Verhältnisse fanden wir bei den von uns untersuchten einjährigen Arten (vgl. Abb. 2). Sekundäre Wurzelstruktur und sekundäres Dickenwachstum treten besonders ausgeprägt bei *R. arvensis* auf, sowohl an der primären Pfahlwurzel wie auch an den spätern Faserwurzeln.

Das ganz junge Organ weicht noch nicht vom Strukturschema des



zuerst beschriebenen Typus ab. Es hat eine kleinzellige Epidermis, eine gut differenzierte Hypodermis und großzelliges, stärkearmes Außenrindenparenchym, welches zum Teil zerrissen ist. Die Endodermis zeigt noch keine Verholzung. Die Struktur des Zentralzylinders kann triarch sein, doch scheinen häufig diarche Formen vorzukommen. Bei den mehrjährigen *R.*-Arten haben wir Diarchie nie beobachtet.

Die älteren Wurzeln von *R. arvensis* bieten im Querschnitt folgendes Bild :

Der Umriss ist nicht mehr furchig wie im jungen Stadium, sondern annähernd rund. Epidermis und Hypodermis weisen keine Besonderheiten auf. Das Außenrindenparenchym ist in den äußern Partien zerrissen und je nach dem Alter der Wurzel sehr verschieden breit. Seine innersten Schichten erscheinen stark tangential verzogen und zeigen zunächst schwach verholzte Zellwände. Die dem Zentralzylinder aufliegenden Elemente fangen an, sich in der Radiärrichtung zu teilen, so, daß aus einer einzigen, tangential gestreckten Rindenparenchymzelle bis zu vier Teilzellen mit ungefähr isodiametrischem Querschnitt entstehen. Die nächstinnere Schicht ist schon kräftig verholzt und besteht aus lauter kleinen Elementen. Man kann sie als die derzeitige Endodermis ansehen, an deren Stelle die jetzt in Teilung begriffene Zellage in der nächsten Wachstumsphase nachrücken wird (vgl. Abb. 2).

Darunter folgt ein großer Holzkörper, an dessen Rand, direkt unter der Endodermis, zahlreiche Phloemgruppen mit Kambium erkennbar sind. Die ursprüngliche Wurzelstruktur bestimmt noch zum Teil ihre Anordnung im Kreis. In einer diarchen Wurzel sind z. B. zwei einander gegenüberliegende Siebteile bedeutend größer als die andern, während im Zentrum die zwei primären Xylemgruppen einander gegenüberstehen.

Im weitem ist die Struktur des Zentralzylinders dadurch bestimmt, daß er die immer wieder zu eng werdende Endodermis durchbricht. Ihre bereits verholzten, aber noch elastischen Zellen werden gruppenweise vom Wachstum der innern Gewebe überholt und gelangen so in den Holzkörper. Jeder dieser verholzten Zellkomplexe wirkt als Keil, welcher die wenigen ursprünglichen Phloemgruppen aufspaltet und sich als Markstrahl zwischen sie, und allmählich auch zwischen die sekundären Xylemelemente schiebt. So entstehen immer mehr Siebteile und Xylemstrahlen, je mehr der Umfang des Zentralzylinders wächst. Die alten Endodermiszellen stellen darin als seitlich zusammengedrückte und radiär verzogene Elemente die Markstrahlen dar.

Der Zentralzylinder vergrößert sich also auf Kosten des Außenrindenparenchyms und unter Verlegung der Endodermis nach außen. Dieses sekundäre Dickenwachstum erstreckt sich aber nicht auf die Wurzel als Ganzes. Ihr Umfang bleibt gleich, da die Außenrindenschicht nicht regeneriert wird.

Als wesentliche Merkmale der verschiedenen R.-Arten müssen die Formen der Stärkekörner gewertet werden. Sie finden sich im Rindengewebe der Wurzeln verteilt und sind im allgemeinen hier leichter zu untersuchen als z. B. im Parenchym des Rhizoms.

Die einjährigen Spezies führen weniger Stärke als ausdauernde, deren Wurzeln oft die Bedeutung von Reserveorganen haben, obwohl meist noch ein Rhizom oder eine Knolle vorhanden ist. Auf eine Einteilung in fleischige und faserige Wurzeln (vgl. Engler und Prantl [3]) verzichten wir, da auch Übergänge vorkommen und anatomisch kein prinzipieller Unterschied besteht.

Es lassen sich in den Wurzeln zwei Hauptformen von Reservestärke unterscheiden.

Die häufigere Art besteht aus kleinen Körnern, welche entweder einzeln und kreisrund, mit rundem, stark lichtbrechendem Kern entstehen, oder zwei- bis mehrfach zusammengesetzt sind. Im letzteren Fall weisen sie eine oder mehrere ebene Flächen und einen sternförmigen Kern auf. Der Durchmesser schwankt meist zwischen 3 bis 12  $\mu$ . Diese Größe pflegen weder die Einzelkörner noch die mehrfach zusammengesetzten als Ganzes zu überschreiten. Man kann annehmen, daß die letzteren in ihre Komponenten zerfallen, sobald sie einen Durchmesser von 12  $\mu$  erreicht haben, worauf die Teile einzeln wieder bis zu diesem Grenzvolumen wachsen können. Der äußere Umriß und der strahlige Kern lassen aber auf ihre Entstehungsweise schließen. Bei manchen Spezies herrscht die eine oder andere Stärkeart vor.

Außer den erwähnten Formen finden sich bei verschiedenen Ranunkeln in der Hauptsache längliche, eiförmige oder birnförmige, nicht zusammengesetzte Stärkekörner. Der Kern ist dann exzentrisch und oft sternartig entwickelt. Häufig erscheint er als Kreuz ausgebildet, wobei drei Balken im dickern Ende des Kornes liegen und der vierte in der Längsrichtung verläuft. Diese Stärkeform erreicht meist größere Dimensionen als die zuerst beschriebenen und ist für einige Spezies typisch.

## 2. Das Rhizom.

Literatur: Engler und Prantl (3).

Zur Untersuchung des Rhizoms wurden von zwei Arten, welche besonders ausgeprägte Merkmale aufwiesen und in bestimmten Einzelheiten der Struktur voneinander verschieden waren, vollständige Querschnittserien, im einen Fall auch eine vollständige Längsschnittserie hergestellt. Zur Färbung verwendeten wir Thionin. (*R. breyninus* und *R. argoviensis*.)

Die Längsschnittserie war wenig übersichtlich und daher für sich allein weniger aufschlußreich. Doch bestätigte sie die am Querschnitt gemachten Beobachtungen. Von der Mehrzahl der übrigen Spezies



wurden vom Rhizom nur noch Querschnitte in verschiedener Höhe geführt, so daß sie einen Überblick über dessen Struktur gaben.

Es zeigte sich, daß die Anatomie der Wurzelstöcke bei den meisten in dieser Arbeit untersuchten R.-Arten in den Grundzügen dieselbe ist, auch wenn sie in der äußern Form ziemlich stark voneinander abweichen. So besteht zwischen dem Rhizom eines *R. Steveni* und der sogenannten Knolle eines *R. bulbosus* anatomisch keine prinzipielle Verschiedenheit.

Am meisten entfernt sich *R. Lingua* vom allgemeinen Schema, da sein Wurzelstock im Bau völlig dem eines unterirdischen Ausläufers entspricht, an dessen Internodien sich regelmäßig ein Wurzelkranz findet. Die Gruppe der *Auricomi* nimmt eine Mittelstellung ein. Auch hier gibt es Vertreter, deren Wurzelstock eher an einen Ausläufer als an ein Rhizom erinnert. Doch sind die Knoten der Internodien meist kräftiger entwickelt und näher zusammengedrückt als bei *R. Lingua*. Sie haben ausgesprochen Rhizomstruktur. Analogien zu diesem Typus zeigt auch *R. pyrenaicus*.

Der Wurzelstock der beiden von uns untersuchten einjährigen Arten (*R. arvensis* und *R. sceleratus*) unterscheidet sich in seinem Bau von mehrjährigen Rhizomen nur in einzelnen Merkmalen, die scheinbar mit dem rascheren Wachstum zusammenhängen. So besitzen sie viel größere primäre Xylemgruppen. Diese setzen sich, im Gegensatz zu den sekundär entstandenen, aus Spiralgefäßen zusammen (vgl. Abb. 5).

*Ficaria verna* hat keinen Wurzelstock.

Im allgemeinen zeigt das Rhizom der R.-Arten folgenden Bau :

Das untere Ende besteht oft nur aus Wurzeln, welche von wenig Grundgewebe umgeben und zusammengehalten werden. Dann erst folgt die eigentliche Rhizomstruktur in der mittleren Zone des Wurzelstockes. Zuäusserst findet sich eine *Epidermis*, welche behaart sein kann (spitze einzellige, verholzte Haare wie am Stengel), dann eine stärkefreie *Hypodermis*, meist ebenso ausgebildet wie an der Wurzel der gleichen R.-Art. Diese beiden Zellschichten sind fast stets erhalten und selten verletzt. Oft erscheinen sie mehr oder weniger deutlich verholzt. Im untern Teil des Rhizoms werden gewöhnlich auch die 4—5 äussersten Schichten des Außenrindenparenchyms von der Verholzung erfaßt. Sie können dann bräunliche Färbung annehmen. Zum Nachweis von Kork haben wir Sudan III und Chromsäure 50 % verwendet. Die epidermale Schicht wird mit Sudan fast immer leicht rötlich getönt, sowohl am Rhizom wie auch an jungen Wurzeln; die äussersten Rindenschichten färben sich dagegen nur an älteren Rhizomteilen. Gegenüber Chromsäure erwiesen sich die mit Sudan III färbbaren Zellschichten etwas widerstandsfähiger als andere Gewebeteile.

Um das obere Rhizom bilden die Blattscheiden eine Schutzhülle. Nach deren Absterben bleiben die Holzteile ihrer Gefäßbündel noch lange als raue Borsten erhalten.

Auf die Hypodermis folgt eine ziemlich breite Schicht stärkehaltiges *Außenrindenparenchym*, darauf die Zone der Gefäßbündelelemente.

Diese bilden grundsätzlich einen offenen, kontinuierlichen *Gefäßbündelring* mit durchgehendem Phloem, Kambium und Xylem. Eine *Endodermis* findet sich sowohl am äußern wie am innern Rand dieser Leitungszone. Gelegentlich kann in der endodermalen Schicht mit Sudan III schwache Korkreaktion erhalten werden. Die Mitte des Rhizoms nimmt stärkehaltiges *Markgewebe* ein.

Der Leitungsring ist aber selten auf dem ganzen Umfang ohne Unterbruch ausgebildet, sondern in verschieden große Gruppen geteilt. Diese werden durch Markstrahlgewebe oder nur durch Endodermisstreifen voneinander getrennt. Die Gruppierung der Leitungselemente wechselt ständig und ist vom Austritt der Gefäßbündel für die oberirdischen Organe abhängig.

Dort, wo sich ein Gefäßbündel abzusondern beginnt, nähern sich die innere und die äußere Endodermis des Leitungsringes gegenseitig immer mehr, bis sie sich begegnen und ineinander übergehen. Sie teilen so eine kleine Gruppe von Bündelelementen ab, meist aus der Mitte eines größeren Streifens. Während sich dieser Prozeß nach oben vollzieht, wenden sich gleichzeitig, oft über weite Strecken, Elemente des Leitungsringes (Phloem-, Kambium- und Xylemelemente) von beiden Seiten her dem Ort der Neubildung zu. Daher trifft der Querschnitt an der Stelle eines Bündelaustrittes die benachbarten Gefäße stets im Schräg- oder sogar im Längsschnitt. Dies gilt auch für alle übrigen Elemente der Leitungszone, z. B. auch für die Fasern, welche an ihrem innern und äußern Rand schon vorhanden sein können. Durch diese Zuwendung weiter weg liegender Bündelelemente ergibt sich eine Anhäufung derselben an der Stelle der Neubildung, noch bevor die Abschnürung des entstehenden Gefäßbündels durch die Endodermen vollständig wird.

Die Gruppen der Leitungszone stellen, als Ganzes gesehen, in ihrem Verlauf ein weitmaschiges Netz um den Zentralzylinder vor, dessen Öffnungen sich beim Austritt von Bündeln fortwährend neu bilden. Die verbleibenden Äste von Leitungselementen suchen sich immer wieder zu vereinigen, und zwar so, daß die Lücke des zuletzt geformten Bündels am längsten offen bleibt. Daraus resultiert eine stete Umgruppierung der Leitungselemente im Rhizom.

Finden sich am innern und äußern Rand des Gefäßbündelringes im Wurzelstock schon verholzte Faserelemente, so besitzt meist auch das neu gebildete Bündel bereits eine fertig verholzte Faserscheide (z. B. *R. breyninus*). Sie ist am äußern und am innern Rand am stärksten und schließt sich in 1—2 Schichten bald auch über die Flanken des Bündels zusammen. Das Gefäßbündel hat damit schon seine fertige Form erreicht, wie sie sich im Stengel und den Blattscheiden wiederfindet: eine Perizykelscheide von verholzten oder zartwandigen Fasern, ein an-



nähernd rundes Phloem, an welches das Kambium sichelförmig anschließt; dann die Xylemgruppe und am innern Rand manchmal noch eine Gruppe von Sklerenchymfasern.

Es kann aber aus dem Vorhandensein verholzter Bündelscheiden im mittleren Rhizom noch nicht auf den Grad ihrer Verholzung im Stengel geschlossen werden.

Im untern Teil des Wurzelstockes finden sich, mehr oder weniger zahlreich, funktionslos gewordene alte Gefäßbündel, deren oberirdische Organe bereits abgestorben sind. Sie enden kurz nach dem Austritt aus dem Rhizom als Borste, die nur noch aus Holzteilen besteht. Die Xylem-elemente solcher Gefäßbündel sind, schon weit unterhalb ihrer Austrittsstelle aus dem Leitungsring, mit einer färbbaren Masse verstopft, und ihr Vasalparenchym ist meist vollständig verholzt. Das Kambium bleibt erhalten und arbeitet weiter, so daß die alte Xylemgruppe im Markgewebe liegenbleibt, während sich der aktive Leitungsring nach außen schiebt (vgl. Abb. 3). In dicken Rhizomen können stellenweise zwei bis drei konzentrische Leitungszonen unterschieden werden, von denen nur die äußerste funktionstüchtig ist (z. B. bei *R. Steveni*).

Im oberen jungen Rhizomteil verlaufen die neugeformten Gefäßbündel zunächst in der Außenrinde weiter, während links und rechts nacheinander noch mehr Bündel hinzukommen. Erst nachdem der größte Teil der zu einer Blattscheide nötigen Innervierung in der Außenrinde fertig vorhanden ist, beginnt die Loslösung des Scheidenparenchyms vom Rhizom. Die Trennungsfuge entsteht unter den zuerst gebildeten, mittleren Nerven der Blattscheide und schreitet allmählich nach beiden Seiten fort. Die vom Rhizom gelöste, fertige Scheide kann dieses noch über ein großes Stück umfassen oder röhrenartig umhüllen.

Im obersten Stück des Wurzelstockes beginnt der Ring von Leitungselementen sich endgültig in einzelne Gefäßbündel aufzuteilen und geht so allmählich zur Stengelstruktur über. Auch hier werden immer noch neue Nerven in die Außenrinde abgesondert. Dabei ist das Kambium von etwa drei oder mehr Bündeln des Zentralzylinders beteiligt, und es entstehen ausgedehnte Anastomosen.

Der Austritt von Wurzeln aus dem Rhizom erfolgt auf bedeutend einfachere Weise als derjenige neuer Gefäßbündel für oberirdische Organe. Sie stellen im wesentlichen eine Ausstülpung des Leitungsringes samt der äußern Endodermis dar, welche in einen bereits differenzierten Zylinder von Außenrindengewebe mit Epidermis und Hypodermis hinauswächst. An der Wurzelspitze findet sich gelegentlich eine Wurzelhaube aus verholzten Zellen. Die junge Wurzel weist gewöhnlich schon innerhalb des Rhizoms alle ihre besondern Artmerkmale auf, z. B. ein zerrissenes Rindengewebe oder die in charakteristischer Weise verholzte Endodermis. Ihre Wachstumsrichtung im Rhizom ist meist nach einer Seite gedreht, ohne daß ein bestimmter Drehsinn eingehalten würde.

Im Gegensatz zu den Gefäßbündeln für oberirdische Organe unterbricht eine neugebildete Wurzel den Leitungsring des Rhizoms nicht.

Neue Knospen oder Vegetationspunkte können in der Rinde des Wurzelstockes an jeder Stelle entstehen, vorausgesetzt, daß sich dort Kambiumgewebe findet. Im Präparat fallen Knospen zunächst durch die starke Färbbarkeit des eiweißreichen Zellinhaltes, besonders der Zellkerne, auf. Oft lassen sich auch schon Blatt- und Stengelanlagen erkennen. Am häufigsten finden sich Knospen in der Achsel zwischen Rhizom und Blattscheiden und, in älteren Rhizomteilen, in der Außenrinde, direkt unterhalb eines funktionslos gewordenen Gefäßbündels. Verfolgt man den Ursprung einer Knospe abwärts, so findet man ihn regelmäßig im Kambiumgewebe, welches früher an der Neubildung eines Bündels beteiligt war und bei dieser Gelegenheit in das Außenrindengewebe gelangte.

Bei der Untersuchung des Wurzelstockes ist das Studium der Endodermis von besonderem Interesse, weil es am fertigen Stengel nicht mehr möglich ist, zu entscheiden, welcher Schicht diese entspricht, und wie die Faserscheiden entstanden sind.

In dieser Hinsicht erwiesen sich die Rhizome der *Auricomus*-Gruppe, besonders des *R. argoviensis*, als aufschlußreich (vgl. Abb. 4). Während *R. breyninus* durch seine frühzeitig verholzenden Faserscheiden die Entstehung und den Verlauf der Gefäßbündel am besten markiert, findet man bei *R. argoviensis* den Vorteil, daß er eine nur allmählich verholzende Endodermis mit gut sichtbaren Casparischen Punkten ausbildet.

Die Endodermis der *Auricomi* besteht anfänglich aus tangential leicht gestreckten Zellen. Sie unterscheiden sich vom Grundgewebe vorerst nur dadurch, daß sie weniger oder keine Stärke führen. Danach bilden sich an den Radiärwänden Casparische Punkte, welche die Verholungsreaktion geben und ca.  $\frac{2}{3}$  der Wandbreite einnehmen. Diese Zellschicht entspricht nun in ihrer Struktur genau der Wurzelendodermis der *Auricomi*, die im Abschnitt über die Wurzel beschrieben wurde.

Wie wir schon beim Verlauf der Bündelelemente im Rhizom gesehen haben, umgibt die Endodermis jede Gruppe von Leitungsgewebe vollständig. Sie leitet jeweils die Abschnürung einzelner Nerven ein. Es besitzt also auch jedes Bündel im Stengel der Pflanze eine Endodermis, wobei nicht sicher ist, ob ihre äußere und innere Hälfte gleichwertig sei. Die Formverschiedenheit, die manchmal zwischen Elementen der innern und der äußern Bündelscheide besteht, und die oft ungleichzeitig einsetzende Verholzung der Fasern an den Stengelbündeln sprechen dagegen. Es scheint auch, daß sich die beiden Endodermen nicht bei allen Arten vollständig um das Bündel schließen.



Aus diesen Gründen liegt es nahe, zu vermuten, daß die Endodermiszellen bei den *R.*-Arten nicht einer besonders prädestinierten Schicht angehören, und daß jede Zelle des Grundgewebes unter Umständen die gleichen Funktionen übernehmen könnte.

Für diese Annahme spricht auch die Beobachtung, die an der Querschnittserie durch eine Stengelknospe gemacht wurde (bei *R. parnassifolius*). Die wachsenden, noch nicht fertig differenzierten Gefäßbündelanlagen entziehen dem umliegenden Grundgewebe Stärke. So entsteht ein stärkefreier Ring um das junge Bündel. In einem etwas weiterentwickelten, wenig tieferliegenden Schnitt derselben Stengelknospe konnte diese stärkefreie Schicht als Endodermis differenziert werden, da sich bereits Casparische Punkte gebildet hatten.

In manchen Rhizomen finden sich auch 2—3 übereinanderliegende Zellagen mit den Merkmalen einer Endodermis. Diese sind: beinahe vollständiges Fehlen von Stärke und teilweise Verholzung und Verdickung der Radiärwände.

Die Entstehung der Perizykelscheiden der Gefäßbündel ließ sich bei *R. cassubicifolius* besonders gut verfolgen. Hier teilen sich die großen, tangential gestreckten Endodermiszellen, welche an den Radiärwänden bereits Casparische Punkte aufweisen, nachträglich nochmals in radiärer Richtung. Sie werden so in mehrere Elemente mit ungefähr isodiametrischem Querschnitt zerlegt, deren Wände dann vollständig verholzen. Inzwischen hat schon die darüberliegende Zellschicht des Außenrindengewebes die Merkmale der Endodermis angenommen. (Analogie dazu: bei der Wurzel von *R. arvensis*.) Der Vorgang wiederholt sich mehrmals an den Stellen, wo ein Gefäßbündel in Bildung begriffen ist.

Bei *R. cassubicifolius* umfassen die Perizykelscheiden der größeren Bündel in radiärer Richtung etwa 10 Zellschichten. Durch ihre Entstehung erklärt sich ihre Formverschiedenheit vom umliegenden Gewebe, aus welchem sie hervorgegangen sind. Auch die Tatsache, daß es meist nicht gelingt, am Gefäßbündel des Stengels eine Endodermis als Einzelschicht zu differenzieren, findet ihre Begründung. Die ganze Fasergruppe entsteht nach und nach aus den jeweils funktionierenden Endodermissschichten. Diese selbst gehörten ursprünglich dem Außenrindenparenchym an. Einzig die innersten Lagen der Perizykelscheiden sind manchmal aus alten, verholzten Phloemelementen hervorgegangen.

Die markseitige Endodermis macht bei *R. argoviensis* eine analoge Entwicklung durch wie die äußere entsprechende Zellschicht. Gelegentlich können noch einige Vasalparenchymzellen von der Verholzung erfaßt werden und gehören dann auch zur innern Faserscheide.

Bei manchen Arten wird die markseitige Endodermis scheinbar gar nicht ausgebildet. Dafür verholzen einzelne Zellen oder ganze Zellgruppen unvermittelt an allen Wänden zugleich.



Bei andern Vertretern, besonders bei *R. breyninus*, tritt auch die Weiterentwicklung der äußern Endodermiszellen zu verholzten Fasergruppen so plötzlich und vollständig ein, daß es fast unmöglich ist, die Übergänge dieser Entwicklung im Präparat zu verfolgen.

Die Untersuchung der Endodermis am Rhizom erlaubt einige Schlüsse in bezug auf die Faserscheide der Gefäßbündel im Stengel :

Jedes Bündel besitzt ursprünglich eine funktionelle Endodermis, welche sich aus einer äußern und einer innern, wahrscheinlich nicht gleichwertigen Hälfte zusammensetzt. Diese Zellschicht differenziert sich gleichzeitig mit den Leitungselementen aus dem Grundgewebe und wird auch später nach Bedarf aus diesem erneuert.

Die Faserscheiden der Bündel entstehen ihrerseits durch Teilung von Endodermiszellen. Sie verholzen im Lauf der Vegetationsperiode. Zur Perizykelscheide können noch einige alte, verholzte Phloemelemente hinzukommen, zur innern Bündelscheide etwas verholztes Vasalparenchym.

Das Rhizom stellt, als Ganzes gesehen, besonders bei den alpinen Vertretern der Hahnenfußarten, sicher den hauptsächlichsten Teil der ganzen Pflanze dar. Es nimmt anatomisch eine Zwischenstellung zwischen Monokotylen und Dikotylen ein. An die Monokotylen erinnern die oft sehr zahlreich das Rhizom umhüllenden Blattscheiden und die Tendenz zur Abschließung der einzelnen Gefäßbündel durch Faserscheiden. Demgegenüber stehen als Dikotylenmerkmale der mehr oder weniger kontinuierliche Gefäßbündelring und das Kambium.

### 3. Die Stengelorgane.

Literatur : Nestler (18), Strasburger (31).

Hegi (8), Smith (29), Hirmer (9).

Schöffel (27).

Zu den Stengelorganen rechnen wir : Hauptstengel, Ausläufer, Blütenstiel, Blütenachse, Blattstiel.

#### *Hauptstengel :*

Bei den R.-Arten bietet der *Querschnitt* des Hauptstengels im allgemeinen folgendes Bild (vgl. Abb. 6) :

Der *Umriß* kann stielrund, gefurcht oder kantig sein und ist für bestimmte Arten charakteristisch. — Spitze, verholzte einzellige *Haare* mit getüpfelter Basis finden sich fast überall. Wo sie am Hauptstengel fehlen, können sie doch am Blütenstiel oder am Blattstiel vorkommen. In diesem Fall muß angenommen werden, daß auch der junge Hauptstengel der Pflanze behaart ist. Da wir aber aus später zu besprechenden Gründen zur Differentialdiagnose nur Stengel blühender Pflanzen mit Fruchtansatz verwenden, kann das Fehlen der Haare am Stengel im

erwähnten Stadium trotzdem diagnostisch verwertet werden. Über die Haarformen, ihre Länge, die Dicke und das Lumen wurden bei der Beschreibung der Blattoberfläche nähere Angaben gemacht.

Die *Epidermiszellen* des Stengels sind stets mit dicker Kutikula versehen, welche sich mit Chlorzinkjod gelb färbt und auch mit Phlorogluzin-HCl schwache Holzreaktion gibt. Die Kutikula weist gelegentlich eine mehr oder weniger scharfe Längsrillung auf. Selten erscheint sie glatt. Der Querschnitt der Epidermiszellen ist meist ungefähr quadratisch, mit schwach konvexer Außenwand.

*Stomata* mit längsgerichteten Schließzellen treten am Stengel häufig auf.

Eine *Hypodermis* ist vorhanden, aber nicht immer deutlich differenziert. Sie wird mit der Epidermisschicht durch eine verdickte Zellulosewand verbunden. Unter den Spaltöffnungen unterbricht sie sich.

Die *Außenrindenschicht* kann verschieden gestaltet sein. Meist ist sie mehr oder weniger aerenchymatisch. Sie zeichnet sich häufig durch Chlorophyllreichtum aus. Ihr Übergang zu den Markstrahlen erweist sich in einigen Fällen als charakteristisch.

Die *Markstrahlen* sind bei einzelnen Arten regelmäßig schmal, bei andern variieren sie auf einem Querschnitt stark. Dort, wo ihre Breite stets nur wenige Zellen beträgt, hat sie diagnostischen Wert. Die Elemente des Markstrahlenparenchyms übertreffen jene der Außenrindenschicht an Größe, und ihr Lumen nimmt nach innen noch weiter zu. Ihre Wandbeschaffenheit (Grad der Verholzung) kann gelegentlich als typisch gelten.

Das innere *Mark* ist im Stengel meist zerrissen.

Die *Parenchymzellen* sämtlicher Gewebe erscheinen bei den R.-Arten reichlich getüpfelt. Einzig die Außenwände der Epidermen sind nicht durchbrochen.

Die größte diagnostische Bedeutung kommt dem Bau der *Gefäßbündel* zu. Es sind sehr ungleich große, kollaterale, offene Bündel, welche durch die Markstrahlen voneinander getrennt, ungefähr auf einem Kreise liegen. Ein Interfaskikulärkambium fehlt.

Wie bereits im Abschnitt über das Rhizom erwähnt, besteht jedes Gefäßbündel im Stengel aus Phloem, Kambium, Xylem und Vascularparenchym (vgl. Abb. 8). Ein jedes besitzt außerdem eine *Perizykelscheide* und eine *markseitige Faserscheide*. Die radiäre Schichtzahl der Perizykelfasern an den größten Bündeln eines Stengelquerschnittes ist ziemlich charakteristisch. — Das Kribralparenchym fehlt allen Ranunculaceen ebenso wie den Monokotylen (Strasburger [31]).

Die Querschnittform eines Gefäßbündels sowie die Ausbildung der beiden Faserscheiden und die Form ihrer einzelnen Elemente genügen oft zur Bestimmung eines Präparates, dessen Fasern bereits verholzt sind. An jungen Organen reichen jedoch diese Merkmale zur Diagnose



nicht aus, da die unfertigen, im Wachstum begriffenen Bündel leicht ein täuschendes Bild geben. Es können z. B. ganze Gruppen von Gefäßen bereits angelegt, aber noch unverholzt sein. Erscheint auch der Faserring noch nicht durch Holzeinlagerung markiert, so ist die Zugehörigkeit der einzelnen Elemente oft kaum ersichtlich (z. B. bei *R. arvensis*). Typische Bündelquerschnitte findet man mit Sicherheit erst am blütentragenden Stengel, zu einer Zeit, da ein Teil der Blüten bereits Früchte angesetzt hat. Diese sollen soweit entwickelt sein, daß sie sich leicht und ohne Verletzung von der Blütenachse lösen lassen.

Verholzte Faserscheiden treten bei manchen *R.*-Arten allerdings viel früher auf, besonders bei solchen mit kräftigem Hauptstengel. Spät verholzen: *R. montanus*, die *Auricomi* und die meisten Hahnenfußsorten, die nur einen Blütenstiel entwickeln. Zu ihnen gehört auch *R. repens*. Bei diesen Spezies setzt zuerst die Verholzung des Perizykels ein, die der innern Faserscheide dagegen bedeutend später.

Wo sich der Beginn der Verholzung im Querschnitt noch nicht erkennen läßt, kann er in vielen Fällen am Längsschnitt mit Thionin oder Phlorogluzin-HCl festgestellt werden.

Die Wanddicke der einzelnen Fasern ist bis zu einem gewissen Grad charakteristisch; doch hängt sie natürlich stark vom Alter des Stengels ab. Auch der Durchmesser des Faserquerschnittes kann einige Bedeutung haben. Innerhalb einer Faserscheide variiert er aber vielfach. Die weitesten Elemente finden sich stets nahe am Außenrand des Perizykels.

Bei *Ficaria verna* kommen verholzte Fasern nicht vor.

Das *Phloem* zeigt fast immer dieselbe eigenartige Struktur. Annähernd rautenförmige Siebröhren wechseln oft sehr regelmäßig mit engen, rechteckigen Geleitzellen ab. Der Querschnitt bietet das Bild eines Netzes, dessen Maschen in schrägen, seltener in geraden Reihen verlaufen (vgl. Abb. 8).

Das *Kambium* besteht aus regelmäßigen, radiären Zellreihen. Es legt sich von innen her so um das runde Phloem, daß es dieses zusammen mit der Perizykelscheide ringförmig umschließt. Bei einigen Arten degenerieren die Kambiumzellen frühzeitig. Sie verholzen dann so stark, daß sie fast ihr ganzes Lumen einbüßen. Im Querschnitt ebenso wie im Längsschnitt gleichen sie völlig den Perizykelfasern und bilden mit diesen zusammen einen breiten, lückenlosen Ring um den Siebteil. Diese Erscheinung ist diagnostisch wertvoll. (Beispiele: *R. Flammula* und *R. Thora* [vgl. Abb. 10].)

Im Bau des *Xylems* kommen verschiedene Varianten vor. Meist folgen einige Reihen sehr enger, besonders stark verholzter Elemente auf das Kambium. Man kann annehmen, daß sie sowohl die Funktion von Festigkeitselementen als jene von Leitungsbahnen erfüllen. Wie der Längsschnitt zeigt, sind es Tracheiden. Der Rest des Xylems teilt sich



meist in drei radiäre Zonen : in eine mediane von mittelgroßen Gefäßen, die vielfach von unverholzten Elementen begleitet werden, und in zwei laterale Zonen, welche die weitesten Gefäße aufweisen und an kleineren Elementen gewöhnlich arm sind. Zuinnerst folgt regelmäßig eine Gruppe von Vasalparenchym.

Die Wandstruktur der Xylemelemente läßt sich am besten in einem *Längsschnitt* untersuchen, der etwas schräg, in einem Winkel von 10° bis 15° zum Objekt, geführt wird. Dies hat den Vorteil, daß man gleichzeitig auch die Lage der einzelnen Elemente im Bündel mit Sicherheit feststellen kann.

Bei den von uns untersuchten R.-Arten gilt die Regel, daß solche Vertreter, die Tüpfel- und Netzleistengefäße bilden, auch eine verholzte Faserscheide entwickeln. Wo der Perizykel nicht verholzt (*Ficaria verna*), kommen im Xylem nur Spiral- und Ringgefäße vor.

Von allen Xylemelementen werden die Tüpfelgefäße und die beim Kambium gelegenen Tracheiden zuletzt differenziert.

In den Stengelorganen der R.-Arten finden sich in der Nähe der Nervenbündel mit Stärke gefüllte Markzellreihen, sogenannte *Stärkescheiden* (vgl. Abb. 9). Nach der Definition sind dies stärkehaltige Zellen außerhalb des Assimilationsgewebes, z. B. längs der Gefäßbündel, welche die Funktion eines statischen Organes haben (Hawker [5]). Auch die Stärkescheiden im Stengel der R.-Arten werden so gedeutet (Strasburger [31]). Es ist wohl möglich, daß die Vermittlung statischer Reizwirkungen von hier ausgehen kann. Doch haben diese Zellreihen bei *Ranunculus* sicher, und vielleicht in erster Linie noch eine andere Bedeutung.

Ihr Aussehen ist veränderlich und hängt von verschiedenen Umständen ab. Die am meisten mit Stärke gefüllten Zellen finden sich nach lebhafter Assimilationstätigkeit der Pflanze dort, wo ein verholzter Fasergürtel die direkte Verbindung zwischen umliegendem Parenchym und Leitbündel unterbricht. Weniger gefüllt oder leer sind oft Zellen, die in der Nähe einer durchlässigen Stelle liegen, z. B. zu beiden Seiten des Kambiums, wo der Perizykel endigt. Zu verschiedenen Tageszeiten haben die Stärkescheiden ein anderes Aussehen. Die Stärke kann auch abgebaut und den Zellen völlig entzogen werden, wenn man einem Sproßstück mit wachsenden Organen während 2—3 Tagen die Assimilationsmöglichkeiten nimmt. Außerdem verändert sich die Form der Stärkescheiden an der wachsenden Pflanze mit dem Fortschreiten der Verholzung der Faserelemente. Ihr Auftreten scheint demnach mit einer Stauung des Rücktransportes von Assimilationsprodukten in Beziehung zu stehen. Die gelösten Kohlenhydrate werden dort in Stärke zurückverwandelt, wo sich die Stauung am stärksten geltend macht. Später können sie abtransportiert oder auch verbraucht werden.

Als Versuchspräparate zur Beobachtung der Stärkescheiden haben wir hauptsächlich Ausläufer von *R. repens* verwendet, da sich während des Sommers an einer Pflanze leicht alle Verholzungsstadien finden lassen.

Die Angaben, welche in diesem Abschnitt für den Hauptstengel resp. den Blütenstiel gemacht wurden, gelten allgemein auch für die übrigen Stengelorgane, mit Ausnahme der Blütenachse. Abweichungen von der beschriebenen Stengelstruktur besprechen wir in den folgenden Einzelabschnitten.

*Ausläufer* zeigen ungefähr dieselbe Struktur wie der Hauptstengel resp. Blütenstiel der Pflanze. Die Gefäßbündel sind etwas mehr ins Zentrum gerückt und die Faserelemente weniger stark verholzt.

*Blütenstiele* der großen *R.*-Arten können im Querschnitt einen andern Umriß haben als der Hauptstengel. Fehlen oder Vorkommen von spitzen, verholzten Haaren direkt unterhalb der Blütenachse wurde bei den Einzelbeschreibungen der Arten erwähnt. Im anatomischen Bau gleichen die Blütenstiele weitgehend dem Hauptstengel. Die Breite der Markstrahlen liegt meist bei den untern, für den Stengelquerschnitt angegebenen Grenzwerten. Ausnahmen machen die Blütenstiele von *R. repens* mit breitem, und von *R. Flammula* mit schmälern Markstrahlen als der Hauptstengel resp. Ausläufer. Die Zahl der Perizykelfaserreihen kann im Blütenstiel meist nicht leicht bestimmt werden. Ihre Elemente sind oft noch unvollständig verholzt und heben sich vom Außenrindenparenchym, das etwas kleinzelliger ist als im Stengel, nicht immer gut ab.

*Blütenachsen* haben wir mehrmals in Querschnittserien untersucht. Zur Differenzierung der Arten geben jedoch Längsschnitte die bessere Übersicht. Es wurden daher überall die Längsschnitte beschrieben. Nur bei *R. Steveni* haben wir auch eine Querschnittserie besprochen, um auf den Gefäßverlauf näher eingehen zu können. Interessant ist die allgemeine Analogie zwischen dem Verlauf der Leitungselemente im Rhizom und in der Blütenachse. In der Blütenregion gelten wieder dieselben Gesetze, wie wir sie beim Rhizom beobachtet und beschrieben haben. Der Ring von Leitungselementen gelangt stellenweise zur vollständigen Ausbildung. Doch wird er auch hier durch die Lücken, welche von austretenden Gefäßbündeln hinterbleiben, bald in verschiedene Gruppen aufgeteilt, die sich ihrerseits wieder zu vereinigen suchen. Ebenso wie im Rhizom kommt dadurch ein netzartiger Verlauf der Leitungselemente um den Markzylinder zustande. Ein Grund zu so weitgehender Analogie ist offenbar das beschränkte Längenwachstum beider Organe. Wo diese Bedingung fehlt, wie beim Wurzelstock von *R. Lingua*, tritt Stengelstruktur auf.

Zur Unterscheidung der Arten liefern die Blütenachsen einige gute diagnostische Merkmale. Das Vorkommen von spitzen, verholzten Haaren



auf dem Blütenkegel, ihre Verteilung und die Form ihrer Basis sind wichtig. Auch der Umriß der Blütenachse im Längsschnitt, der Verlauf der Gefäßbündel in der Randzone oder durch die Mitte, Fehlen oder Vorhandensein von verholzten Fasern geben wertvolle Anhaltspunkte.

Bei manchen Arten ließen sich noch andere Besonderheiten, z. B. in bezug auf die Gefäßverzweigung im Querschnitt oder die Form der Randzellen erwähnen, doch kann darauf nicht näher eingegangen werden. Bei der Untersuchung der Blütenachsen ist zu beachten, daß sie sich je nach Alter in Form und Struktur stark verändern. Wir haben unsere Präparate im gleichen Zeitpunkt gewonnen wie das Stengelmaterial.

*Blattstiele* können im Querschnitt charakteristisch sein, doch ist dies nicht immer der Fall. Der Umriß variiert oft stark, selbst wenn man nur Stiele der grundständigen Blätter einer Pflanze vergleicht (z. B. bei *R. montanus*). In Fällen, wo aus der Form der Stielumrisse Schlüsse gezogen werden können, müssen die Präparate wenig unterhalb der Blattspreite gewonnen werden, wo die Stielrinne gut ausgeprägt ist.

Die Struktur der Gefäßbündel entspricht derjenigen im Hauptstengel resp. Blütenstiel der Pflanze. Die Verholzung ist gewöhnlich weniger weit fortgeschritten, aber auch das Gegenteil kommt vor.

Wir haben den Versuch gemacht, die Symmetrieverhältnisse im Blattstiel zu beobachten, doch mit geringem Erfolg. Die Form der Stielrinne kann charakteristisch sein, gelegentlich auch das Fehlen invertierter Gefäßbündel.

Allgemein läßt sich sagen, daß das größte Bündel gegenüber der Stielrinne liegt, die andern einigermaßen symmetrisch verteilt und zu beiden Seiten der Rinne invertiert. Konstante Zahlen gibt es nur bei den kleinsten Vertretern. Bei den andern kommen die Hauptbündel häufig in einer Anzahl von 3, 5 oder 7 vor.

#### 4. Das Blatt.

Literatur: Nestler (18 und 19).

Maue (13).

Die Laubblätter wurden alle im Querschnitt und im Flächenpräparat untersucht. Für die Querschnitte kamen die in der Einleitung erwähnten Färbemethoden in Anwendung. Die Flächenpräparate gewannen wir teilweise von frischem oder fixiertem Material (in Carnoy-Mischung). Letzteres hat den Vorteil, daß ziemlich viel Chlorophyll extrahiert und das Präparat durchsichtiger ist. Außerdem können leicht Flächenschnitte geführt werden. Nach kurzem Auswaschen in Wasser lassen sich diese mit Thionin günstig anfärben. Bei dünnen, nicht fleischigen Blättern liefert jedoch Herbarmaterial die besten Präparate.



Wir hellten ganze Blattstücke in Chloralhydrat auf und färbten sie nach kurzem Auswaschen in Wasser ebenfalls mit Thionin.

Die anatomischen Differenzen zwischen Nieder- und Hochblatt sind bei den Hahnenfüßen gering. Letzteres zeigt gewöhnlich etwas stärkere, aber kürzere Behaarung. Zu unsern Untersuchungen verwendeten wir grundständige oder tief- bis mittelständige Blätter, während hochständige nur zum Vergleich beigezogen wurden.

Die *Blattdicke* erweist sich für einzelne R.-Arten als ziemlich charakteristisch.

Die obere *Epidermis* ist gewöhnlich großzelliger als die untere und besteht aus unregelmäßig polygonalen, höchstens schwach wellig-buchtigen Zellen. Über den Nerven haben sie rechteckig gestreckte Form. Gelegentlich kann Kutikularfaltung beobachtet werden. Bei den grasblättrigen Arten sind alle Epidermiszellen der Oberseite mehr oder weniger rechteckig gestreckt (*R. gramineus*, *R. pyrenaicus*).

Die Epidermiszellen der Blattunterseite zeigen meist stark wellig-buchtige Umrisse, und nur unter den Nerven nehmen sie ebenfalls gestreckte Form an. Bei den grasblättrigen Arten unterscheiden sie sich jedoch kaum von den Zellen der obern Epidermis.

*Stomata* kommen bei den von uns untersuchten R.-Arten stets auf beiden Blattseiten vor (Nestler beschreibt einige Ausnahmen [18]). Im allgemeinen sind sie unten häufiger, aber etwas kleiner als oberseits. Bei einigen alpinen Vertretern finden wir umgekehrte Verhältnisse, so besonders bei *R. parnassifolius*. Die Größendifferenzen zwischen den Spaltöffnungen der obern und untern Blattepidermis erweisen sich als gering, und wir machen die Maßangaben überall nur für die letztern. In der Regel sind die Stomata auf der Seite etwas kleiner, wo sie zahlreicher auftreten. Ihr Spalt läuft mit der Richtung des Hauptnerven jedes Blattsektors mehr oder weniger parallel. Besonders häufig finden sie sich an den Blättzähnen, sowohl oben als unten, und sind dort zu Wasserspalten umgebildet (Nestler [19]).

An den Blättern der R.-Arten treten zwei *Haartypen* auf. Häufiger kommen die spitzen, einzelligen, verholzten Trichome mit dickwandiger, oft deutlich getüpfelter Basis vor. Diese ist gewöhnlich senkrecht zwischen die Epidermiszellen eingelassen, während der Haarschaft sich ungefähr rechtwinklig der Blattspitze zubiegt. Maue (13) hat diese Form mit einer Retorte verglichen. Die 7—9 Epidermiszellen, welche die Haarbasis umgeben, sind strahlenförmig angeordnet und häufig etwas verholzt. Bei manchen Arten erscheinen sie, besonders an jüngern Organen, dünnwandig und sehr turgeszent (vgl. Abb. 15). Sie wölben sich zu einem Hügel vor, und die Basis des Trichoms ist dann nicht senkrecht gestellt, sondern dem Blattgrund zugeneigt, so daß sein oberer Teil von der Blattfläche wegsteht. In diesen Fällen wird wohl die Stellung des Haares veränderlich sein und von der Turgeszenz der um-

gebenden Zellen abhängen. Bei *R.*-Arten, welche solche Epidermishügel ausbilden, findet man tatsächlich Exemplare mit anliegender wie auch solche mit abstehender Behaarung (vgl. Schinz und Keller unter *R. montanus* [26]). Diese Beobachtung bezieht sich vor allem auch auf die Stengelhaare, welche den spitzen, verholzten Trichomen der Blattoberfläche völlig gleichen. Sie können übrigens fast an allen Pflanzenteilen auftreten, z. B. am Rhizom, auf der Blütenachse, an Kelch- und Honigblättern, an Staubfäden und Früchten. Nur bleiben sie über besonders zarten Geweben unverholzt. Kommen sie auf einzelnen Organen solcher Spezies vor, die sonst fast oder ganz kahl sind, so enthalten sie häufig noch lange einen lebenden Zellkern, erscheinen dünnwandiger als gewöhnlich und meist nur wenig oder gar nicht gebogen.

In erster Linie trafen wir aber den eben beschriebenen Haartypus stets am Laubblatt, immer auf beiden Seiten zugleich, und am zahlreichsten über und unter den Nerven. Die Länge der Trichome schwankt stark. Unterseits fanden wir sie durchwegs länger und zugleich schlanker und dünnwandiger als oben. Häufig waren sie auch weniger scharf gebogen.

Bei *Ficaria verna* konnten wir nur am Blattstiel einige Haarnarben entdecken, während die Frucht im untersuchten Stadium reichlich behaart ist. (Nestler [18] hat auch auf der Blattspreite von *Ficaria* spitze, einzellige Trichome beobachtet.) Einzelne Vertreter sind ganz kahl, so vor allem *R. Thora*.

Die zweite Haarform scheint ausschließlich auf der Blattoberseite bestimmter Spezies und ebenfalls am häufigsten über den Nerven vorzukommen. Es sind die sehr dünnwandigen, von Nestler und Maue beschriebenen einzelligen, keulenförmigen Haare. In Querschnitten können sie nur selten festgestellt werden. Auch in ungefärbten Flächenpräparaten bleiben sie fast unsichtbar. Mit Phlorogluzin-HCl oder  $H_2SO_4$  conc. färben sie sich nicht, mit Haematoxylin sehr schlecht. Dagegen nimmt ihr Plasmakörper mit Thionin kräftig dunkelrote Farbe an, und der Kern hebt sich violett ab. Auch Safranin färbt den Zellinhalt, doch etwas weniger günstig. Die Zellwand bleibt in beiden Fällen farblos und völlig durchsichtig. An jungen Haaren dieses Typus entspricht die Form des Plasmasackes ungefähr dem äußern Umriß. Später erscheint er geschrumpft und zieht sich meist im obersten, breiten Drittel des Trichoms zusammen, so daß dieses sich dort am dunkelsten färbt. Der zarte, schmale Haaransatz ist dann leer, durchsichtig und oft kaum erkennbar.

Die Keulenform scheint uns für diesen Haartypus nicht in erster Linie charakteristisch. Maßgebend ist eher das oben beschriebene Verhalten der Zellwand gegenüber Farbstoffen und gleichzeitig das Vorhandensein von lebendem Zellinhalt. Ausgesprochen keulenartige Trichome kommen bei *R. Steveni* vor, während sich sonst mehr oder



weniger breite, zugespitzte Formen finden. Bei *R. bulbosus* sind die zartwandigen Haare über den Nerven sehr lang und schlauchförmig. Bei *R. aconitifolius* weisen sie nur die oben erwähnten Charakteristika auf, unterscheiden sich aber im Umriß nicht von den spitzen, verholzten Trichomen derselben Spezies. Wir beobachteten auch Übergänge. Diese zeigen, daß die beiden Haartypen ihrer Entstehung nach nicht grundsätzlich voneinander verschieden sind. Die zartwandige Art fehlt hauptsächlich jenen Spezies, auf deren Blattspreiten keine Nervenrinnen ausgebildet werden. Sie kommt aber auch bei den von uns untersuchten *Auricomi* nicht vor. Dagegen scheint sie ein Charakteristikum der Gruppe *Chrysanthé* zu sein. Bei *R. arvensis* fanden wir wenige keulenförmige Haare auf der Blattoberseite, aber mit verdickten Wänden und ohne nachweisbaren Zellinhalt.

Die Untersuchung an jungen, noch nicht entfalteten Blättern der Sektion *Chrysanthé* ergab, daß die zartwandigen, breitendigen Trichome über den Nerven außerordentlich zahlreich sind. Die spitzen Haare erscheinen schon in diesem Stadium deutlich verholzt und somit differenziert.

Bei submersen Blättern von *R. Lingua* treten den Keulenhaaren sehr ähnliche Gebilde auf. Es handelt sich hier aber um eine Alge, die höchst wahrscheinlich zu den Chaetophoraceen gehört. Diese Angabe verdanken wir Herrn Prof. Dr. J a a g vom Institut für spezielle Botanik der ETH. Die Zellen bilden gelegentlich ganze Ketten, deren unterstes Glied eine Art Haftscheibe trägt. Im Gegensatz zu den dünnwandigen Haaren kommen sie gleichmäßig auf beiden Blattseiten vor.

Die *Palisadenschicht* der *Ranunculus*-Blätter ist meist in 1—2, bei dickblättrigen Arten in 3—4 Reihen entwickelt. Über dem Mittelnerven und oft auch über größeren Seitennerven wird die Palisadenschicht gewöhnlich unterbrochen. Auf der Blattoberseite bildet sich dann eine Nervenrinne, in welcher Epidermis- und Hypodermiszellen verdickt und oft schwach verholzt erscheinen. Bei manchen Arten liegen die Nerven aber tiefer im Blatt, und die Palisaden gehen auch über den Mittelnerv weg, ohne sich zu unterbrechen. In diesem Falle treten keine Nervenrinnen auf.

Das *Schwammparenchym* ist meist locker. Sogenannte Armleuchterzellen kommen häufig vor.

*Oxalatdrusen* oder kleine *Oxalatkristalle* finden sich in allen Geweben des Blattes zerstreut. Mehr oder weniger vereinzelt erscheinen sie auch in andern Pflanzenorganen, zahlreich in manchen Früchten (über die Form der einzelnen Kristalle vgl. Abschnitt über die Früchte). Das Oxalatvorkommen im Blatt scheint übrigens nicht sehr konstant zu sein. Wir haben bei zwei Exemplaren der gleichen Spezies und vom selben Standort, das eine Mal reichlich Oxalat im Blattgewebe beobachtet, das andere Mal fast gar nichts.

Außer den Oxalatdrusen fanden wir, vor allem längs den Nerven, in den Blattzähnen und in der Nähe der Stomata andere, *gelbbraune Kristalldrusen* (vgl. Abb. 16). In NaOH conc. oder H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> conc. lösen sie sich mit kanariengelber Farbe auf. Diese beiden Farbreaktionen kommen dem *Anemonin* und einigen seiner Derivate zu (B e c k u r t s [38]). Solche Konkremeute haben sich in vielen Zellen des Parenchyms oder der Epidermis deponiert, aber auch in Interzellularen und vor allem in den Atemhöhlen unterhalb der Stomata. Allgemein treten sie dort am zahlreichsten auf, wo an der lebenden Pflanze die intensivste Wasserverdunstung stattfindet. *Anemonin* ist selbst nicht wasserdampfflüchtig und, nach den Ergebnissen unserer Versuche, im frischen Zellsaft auch nicht vorhanden. Es hat sich in den Präparaten sekundär, durch Polymerisation des *Anemonols* gebildet. Die Verteilung im Gewebe bestätigt die Annahme, wonach *Anemonol*, der giftige Bestandteil der R.-Arten, im Zellsaft gelöst ist. Es wird wohl in geringer Menge mit dem Wasser zusammen durch die Wasserspalten und Stomata ausgeschieden.

In den meisten *Ranunculus*-Blättern scheint allerdings die aktive Substanz nicht in so hoher Konzentration vorhanden zu sein, daß ihre Anwesenheit und Verteilung im Präparat als *Anemonin* leicht nachzuweisen wäre. Sehr schön und in großer Zahl ausgebildet fanden wir *Anemonindrusen* besonders im Blatt von *R. Thora*.

Die *Gefäßbündel* der *Ranunculus*-Blätter sind ebenso gebaut wie die der Stengel. Sie besitzen auch hier eine Bündelscheide, die aber gewöhnlich nur schmal und unverholzt ist. Einzig die Vertreter der Sektion *Graminifolius* entwickeln frühzeitig starke, verholzte Faserscheiden im Blatt. Um diese legt sich noch eine Scheide großer Parenchymzellen, die aber im Längsschnitt nur etwas gestreckt und nicht faserartig sind.

Auf der Blattunterseite springen die Nerven meist deutlich vor. Bei vielen Arten findet man aber nur eine flache oder gar keine Erhöhung.

## 5. Die Kelchblätter

Die Kelchblätter zeigen bei allen in dieser Arbeit untersuchten R.-Arten ähnlichen Bau.

Im Querschnitt besteht die untere *Epidermis* aus großen, manchmal zusammengefallenen Zellen und ist oft behaart, ebenso wie die Unterseite der Laubblätter. Die obere Epidermis der Sepalen erscheint im Vergleich zur untern schmalzelliger und kollabiert nicht. Sie ist beinahe immer frei von spitzen Haaren.

Bei jenen Spezies, welche auf den Laubblättern zartwandige, sogenannte Keulenhaare aufweisen, kommen solche auch auf der Oberseite der Kelchblätter vor, und zwar an der Basis, besonders am Rand.

Im Flächenpräparat lassen die länglichen Epidermiszellen wellig-buchtige Umrisse erkennen, unterseits ausgeprägter als oben. Nur im



untersten Drittel des Kelchblattes sind sie alle geradlinig langgestreckt. Stomata finden sich oben bedeutend seltener als auf der Unterseite. Die Epidermiszellen enthalten bei gelbblütigen Arten gelbe Chromoplasten.

Eine *Palisadenschicht* ist in den Kelchblättern nicht oder nur sehr undeutlich ausgebildet.

Das *Mesophyll* erscheint bei verschiedenen Arten verschieden stark entwickelt und gelegentlich zerrissen. Es wird regelmäßig von 3 Hauptnerven durchzogen, welche manchmal auf der Unterseite starke Rippen bilden. Die Ränder des Kelchblattes bestehen meist nur aus 2 Zellschichten, der untern und der obern Epidermis. Dieser häutige Rand ist, je nach Spezies, verschieden breit. Im Mesophyll finden sich stets Stärkekörner, bei einigen Arten reichlich. Auch Chlorophyll ist in wechselnder Menge vorhanden.

Wie in den Laubblättern kommen auch in den Sepala kleine *Oxalat*-Drusen oder -Kristalle vor, sowohl im Mesophyll als in den Epidermiszellen.

Besondere Merkmale finden sich an den Kelchblättern von *R. bulbosus*, *Ficaria verna*, *R. gramineus* und *R. aconitifolius*, *R. glacialis*. Sie werden in den Einzelbeschreibungen erwähnt.

## 6. Die Honigblätter.

Literatur: Köstlin (11), Moebius (17).  
Parkin (21), Arber (1).  
Schaffnith (25).

Die Schnittserien der Honigblätter haben wir nur mit Haematoxylin gefärbt, die Flächenpräparate mit einer schwachen, alkoholischen Lösung von Gentianaviolett.

Die Honigblätter sind zarter gebaut als die Sepalen, meist bedeutend größer und von zahlreichen, handförmig zerteilten *Nerven* durchzogen. An der Basis finden sich aber nur drei Gefäßbündel. Die Epidermiszellen der Blattunterseite zeigen durchwegs stark wellig-buchtigen Umriß, die der Oberseite dagegen nur in der Nähe der Nektarien. Auf dem vorderen Teil der Petalen haben sie bei gelben, glänzenden Blüten geradlinig-rechteckige, oft langgestreckte Form; bei weißen Blüten sind sie mehr isodiametrisch polygonal. *Stomata* kommen unterseits häufig, oben selten vor.

In der Literatur wurde bisher nicht erwähnt, daß die Honigblätter auch behaart sein können. Bei den *Auricomi* und bei *R. arvensis* finden sich auf der Unterseite der Petala, zum Teil sehr reichlich, einzellige, lange, spitze *Haare*, welche aber hier kaum verholzen. Am zahlreichsten treten sie an der Basis des Honigblattes auf, bei *R. arvensis* auch überall am Rand.

Die Innervierung und Form der *Nektardrüsen* wurde zum Teil bereits von *Parkin* und *Arber* beschrieben. *Arber* sagt, daß das mittlere der drei Bündel an der Honigblattbasis hadrozentrische Form annehme. In manchen Fällen mag es so aussehen, besonders dort, wo die Bündelzweige für das Nektarium früh enden.

Wie wir an der Mehrzahl unserer Präparate sehr gut feststellen konnten, handelt es sich um die Abzweigung zweier Gefäßstränge vom Hauptbündel, die sich selbst wieder sekundär aufteilen. Sie verlaufen in axialer Richtung schräg aufwärts und führen gleichzeitig eine Inversion aus, so daß ihre sekundären Verzweigungen die Basis des Nektariums becherartig umfassen. In dieser Höhe enden sie gewöhnlich.

Bei *R. arvensis*, dessen Honigschuppen breiter sind als die Basis der Honigblätter, scheinen die Verhältnisse umgekehrt zu liegen. Die ursprünglichen drei Gefäßbündel der Petale verlaufen näher der adaxialen Seite und geben dann die Stränge für das Honigblatt ab, welche sich ohne Inversion aufwärts fortsetzen. Die zurückbleibenden Teilstränge sind kleiner und führen erst jetzt die oben beschriebene Wendung in axialer Richtung aus.

Die Basis der Nektarien erinnert in einem Querschnitt, welcher die zuführenden Bündel trifft, bei allen Arten an den Zentralzylinder einer Stengelanlage im Knospenstadium.

Das *Sekretionsgewebe* der Nektardrüse ist kleinzellig, mit großen, stark färbbaren Kernen, so, wie man es im Scheitel von Knospenanlagen oder Wurzelspitzen trifft. Es muß sich also um aktives, dem Aussehen nach auch teilungsfähiges Parenchym handeln. Die Nektarausscheidung geht von hier aus, und nicht direkt von den zuführenden Gefäßbündeln, die meist viele Schichten unter der Nektargrube enden. Bei den meisten *R.*-Arten kann man am frischen Honigblatt noch keine Nekrose der sezernierenden Zellen beobachten.

Die Ausbildung der *Honigschuppe* ist bei den verschiedenen Arten sehr ungleich. Manche haben nur einen Wulst, und ihr Nektarium liegt offen. Bei andern findet sich eine Nektartasche oder eine freie Honigschuppe. Alle drei Varianten sind mit Übergängen bei dem von *Parkin* als ventral bezeichneten Typ der Honigschuppe möglich.

Er begründet die Auffassung, daß ihre Stellung ventral sei, nicht näher. *Arber* schließt aus dem Vorkommen invertierter Bündel in der Honigschuppe eines weißblühenden *R. asiaticus* auf ventrale Stellung.

Typische dorsal gestellte Honigschuppen (nach *Parkin*) haben *R. gramineus* und *R. aconitifolius*. *Arber* gibt an, in diesen Petalen sei das Xylem zu wenig verholzt und der Gefäßverlauf nicht verfolgbar. Wahrscheinlich hatte sie zum Teil Herbarmaterial.

Die Honigblätter der weißblühenden Arten erscheinen allgemein zarter als die gelben. Aber bei *R. gramineus* konnten wir an unsern Präparaten den Gefäßverlauf besonders gut beobachten. Der dorsale Lappen



der Honigschuppe war von etwa acht gut entwickelten Bündeln innerviert (vgl. Abb. 17). Bei *R. aconitifolius*, dessen Nektarium gleich gebaut ist, ließen sich Xylemelemente ebenfalls bis in die Spitze des Auswuchses verfolgen. *R. pyrenaicus* hat auch eine dorsal gestellte Schuppe über dem Nektarium. Leider stand uns von diesem Vertreter keine frische Blüte zur Verfügung. Die obere Epidermis der Petalen der drei genannten Spezies ist mehr oder weniger stark papillös.

Die Honigblätter von *R. gramineus* gleichen in ihrer Struktur an der Basis genau solchen mit gut entwickelter, ventral gestellter Tasche (vgl. Abb. 18). Die Gefäßversorgung des Nektariums ist dieselbe. Das Hauptgefäßbündel des Honigblattes gibt aber noch mehrmals je zwei Seitenäste ab, welche zunächst ein Stück weit mit ihm parallel nach oben verlaufen. Dann führen sie eine analoge Inversion aus wie das unterste Seitenbündelpaar, welches in seinen sekundären Verzweigungen unter der Nektardrüse endet. Die oberen Seitenäste des Hauptnervs übernehmen aber nicht mehr die Versorgung des Sekretionsgewebes, sondern treten in die Parenchymleisten ein, welche den freiliegenden Teil der Nektarrinne zu beiden Seiten einfassen. Von einem dorsalen Auswuchs ist auf dieser Höhe im Querschnitt noch nichts zu sehen. Das Drüsengewebe und die ventrale Tasche liegen bereits unterhalb der Schnittstelle. Auch bei den Arten ohne dorsalen Lappen läuft die Nektargrube häufig in eine Rinne aus, welche seitlich von zwei Parenchymleisten eingefasst wird (*Auricomi*, *Flammulae*). Bei *R. puberulus* fanden wir als Rudiment einer Innervierung gelegentlich kleine Gefäßbündel an der Basis dieser Leisten. Sie lagen so weit von der Reihe unter sich paralleler Hauptbündel des Honigblattes entfernt, daß über die Zugehörigkeit kein Zweifel besteht.

Bei *R. gramineus* treten die nun folgenden Zweigpaare des mittleren Honigblattbündels in die immer stärker vortretenden Leisten der Nektarrinne ein. Das letzte Paar verläuft direkt über dem Hauptbündel und invertiert sich nicht. Jetzt erst fängt der dorsale Lappen an, sich von der Petale zu lösen. Häufig bildet sich die Trennungsfuge zuerst in der Mitte und erweitert sich lateral, bis die Honigschuppe freisteht. Dieser Vorgang erinnert stark an die Innervierung und Ablösung einer neuen Blattscheide am Rhizom. Nur geht dort die Entwicklung von innen nach außen, und die mittleren Nerven des neuen Organes werden zuerst gebildet. Überträgt man aber die Verhältnisse auf den Zentralzylinder einer Blattachselknospe, so ist die Analogie noch größer.

Der freistehende dorsale Lappen hat ungefähr die Form eines Pferdeohres. Seine obere Epidermis ist bei *R. aconitifolius* papillös wie jene des Honigblattes und enthält etwas feinkörnige Stärke. Bei *R. gramineus* fanden wir dagegen eine glatte Oberfläche.

*R. alpestris* wird von Parkin zur Gruppe mattblühender Hahnenfüße eingeteilt. Er hat nur einen ventralen Wulst am freiliegenden

Nektarium. Unsere Exemplare zeigten keine papillöse Epidermis. (S c h a f f n i t h beschreibt schwach papillöse Oberseite [25].)

*R. glacialis* hat P a r k i n zu den Arten mit dorsalem Lappen gerechnet. Er beschreibt ihn nicht näher. Die obere Epidermis des Honigblattes erscheint glatt. Das Nektarium besitzt einen ventralen Wulst, der in eine Rinne ausläuft. Die dorsalen Lappen sind gut entwickelt, aber etwas anders gebaut als bei *R. gramineus*. Es finden sich hier normalerweise zwei voneinander getrennte Auswüchse, die sich aus den seitlichen Leisten der Nektarrinne entwickeln. Die Trennungsfuge bildet sich auch hier von innen nach außen fortschreitend. Gelegentlich sollen mehr als zwei dorsale Lappen auftreten (S c h a f f n i t h [25]). Sie sind bei *R. glacialis* nicht innerviert. Das mittlere Hauptbündel des Honigblattes teilt sich aber etwas unterhalb dieser Auswüchse in drei. Es ist wahrscheinlich, daß die beiden Seitenstränge zu ihnen in Beziehung stehen, obwohl sie im Honigblatt weiter aufwärtslaufen.

Der vordere Teil der Honigblätter ist, besonders bei den Arten mit glänzenden Blüten, von P a r k i n sehr eingehend untersucht und beschrieben worden. Seine Beobachtungen über den Bau der Stärkeschicht bei verschiedenen Spezies können wir bestätigen. Er fand, daß sie bei den Gruppen *Chrysanthæ* und *Echinella* (*Acres* und *Arvenses* nach P r a n t l [22]) aus schräggestellten, mit dem offenen spitzen Winkel gegen die Honigblattbasis (vgl. Abb. 11) gewandten Zellen besteht. Bei den *Flammulæ* und den *Auricomi* liegen die Zellen dieser Schicht jedoch parallel zur Blattfläche. Bei *Ficaria verna* tritt eine Neigung im umgekehrten Sinne auf, d. h. der spitze Winkel öffnet sich gegen die Blattspitze. Den weißblühenden Arten fehlt eine zusammenhängende, streng lokalisierte Stärkeschicht. Bei *R. gramineus* mit matten, gelben Petalen tritt sie dagegen auf und wird von langen, nicht schräggestellten Zellen gebildet, die in 1—2 Lagen angeordnet erscheinen. Sie verteilen sich aber nicht gleichmäßig über das ganze Honigblatt (vgl. Beschreibung S. 491).

Wir vervollständigen die Liste von P a r k i n mit einigen Vertretern, die ihm nicht zur Untersuchung vorlagen. *R. Steveni* und *R. breyninus* gehören zur Sektion *Chrysanthæ* und entsprechen den für diese Gruppe aufgestellten Merkmalen. *R. Thora* mit glänzenden Honigblättern hat langgestreckte Stärkezellen, am Rand eine, in der Mitte der Petale zwei Schichten.

In bezug auf die morphologische und entwicklungsgeschichtliche Deutung der Honigschuppe können wir die Auffassung von P a r k i n und A r b e r nicht ganz teilen.

Was die ventrale Honigschuppe betrifft, sind wir der Ansicht, daß sie als einfacher Wulst, als Nektartasche oder freistehender Lappen überhaupt immer anzutreffen ist. Bezüglich ihrer Stellung zum Honigblatt gehen wir mit P a r k i n und A r b e r einig. Wir haben zwar bei keiner von uns untersuchten Spezies ein Bündel in der ventralen



Schuppe gefunden. Aber man kann diese als Fortsetzung der Rindenschicht eines vollständig angelegten, aber nur zur Knospe ausgebildeten Zentralzylinders auffassen. Die kleinen Bündelstränge an der Basis des Nektariums sind im Kreis angeordnet und enden zum Teil direkt unter der ventralen Schuppe. Sie sind gegenüber den Bündeln des Honigblattes invertiert. Also muß auch die Schuppe selbst invertiert und zum Honigblatt ventral gerichtet sein.

Die Stellung der sogenannten dorsalen Honigschuppe ist durch ihre Innervierung klar. Wir würden sie aber eher als ein selbständiges, nicht mehr zu voller Größe entwickeltes Organ betrachten, und nicht als Teil eines anders geformten Nektariums.

A r b e r hat die Nektardrüse als Sproß mit verhindertem Längenwachstum gedeutet. Wir halten diese Auffassung für richtig. Bei der Beschreibung der Blütenachse wurde bereits auf die starke Ähnlichkeit im Gefäßverlauf zwischen Rhizom und Blütenregion hingewiesen. Die gleichen Gesetzmäßigkeiten kommen in beiden Organen zur Geltung. Es ist daher naheliegend, zur Deutung des Honigblattes die Verhältnisse im Rhizom zum Vergleich heranzuziehen. Das Nektarium erinnert mit seinem Gefäßbündelkreis und dem darüberliegenden, scheinbar sehr aktiven Sekretionsgewebe an eine Knospenanlage, wie man sie in der Rindenschicht des Rhizoms häufig findet.

In Analogie dazu entspräche dann das Honigblatt einer untersten Blattscheide oder einem Tragblatt, die ventrale Schuppe dem in schraubiger Anordnung folgenden Organ, der dorsale Lappen dem dritten, und es würde sich demnach um ein kätzchenartiges Gebilde handeln. Es ist sehr wohl denkbar, daß die Honigblätter gerade wegen ihrer Sterilität eine ursprünglichere Struktur beibehalten haben als die Antheren, die je einen männlichen Blütenstand darstellen und nur ein Gefäßbündel besitzen, das sozusagen unverzweigt bleibt.

Jedenfalls glauben wir, in der ventralen und dorsalen Honigschuppe, wie auch im Nektarium selbst, Rudimente vor uns zu haben. Die beiden Auswüchse würden nicht Wachstumskompensationen darstellen, wie A r b e r annimmt, und nicht als sekundäre Neubildungen zu bewerten sein.

## 7. Das Androeceum.

### *Die Stamina.*

Literatur: S m i t h (29).

Die Staubblätter der R.-Arten scheinen noch nie besonders untersucht worden zu sein. S m i t h stellt fest, daß sie nur mit einem Gefäßbündel versorgt werden, welches sich nicht verzweigt, so wie dies auch sonst bei allen in der Literatur bekannten Angiospermen der Fall sei.

In unserer Arbeit haben wir die Stamina sämtlicher Arten, mit Chloralhydrat aufgeheilt, kurz untersucht. Das Filament trägt zwei, gewöhnlich etwas extrors gestellte, basifixe Theken aus je zwei Pollensäcken. Zwischen den einzelnen Spezies bestehen hauptsächlich Unterschiede in der Größe der Staubbeutel, dann auch in der Länge des Staubfadens.

Nicht berücksichtigt haben wir die Unterschiede, die sich vielleicht an den Theken im Querschnitt zeigen würden; es wäre denkbar, daß sich z. B. die Öffnungsrisse nicht bei allen Arten an derselben Stelle befinden.

Das *Filament* ist an der Basis im Querschnitt rund und wird von einem zentralen Gefäßbündel versorgt. Bei einigen Spezies können hier gelegentlich vereinzelte, spitze, einzellige Haare auftreten, aber stets nur wenig über der Basis. Das Filament verbreitert sich nach oben, bei manchen Arten schon in der Mitte, bei andern erst im letzten Drittel unterhalb der Antheren. Der Durchmesser ist dort in der zur Blütenachse tangentialen Richtung ungefähr doppelt so groß wie radial, das Filament also deutlich flach.

Das *Konnektiv* stellt die direkte Fortsetzung des Filamentes dar und kann als Teil desselben aufgefaßt werden. Es behält die Breite des Staubfadens meist bis kurz unterhalb der Spitze bei.

Filament und Konnektiv sind gelb gefärbt, die Antheren dagegen farblos. Sie erscheinen höchstens gelb, solange sie Pollen enthalten. An frischen Präparaten kommen die Farbunterschiede deutlich zur Geltung.

Im Konnektiv erfährt das eine Gefäßbündel bei vielen Arten eine auffallende Verbreiterung. Es treten mindestens doppelt so viele Xylemelemente auf wie im Staubfaden. Manchmal erscheinen sie in zwei Stränge getrennt, so besonders bei der Sektion *Chrysanthé*. Die Ausbildung des Bündels ist allerdings nicht ganz konstant. Bei Untersuchung mehrerer Stamina derselben Spezies werden aber bestimmte, artbedingte Entwicklungstendenzen erkennbar.

Oft treten am Rand des einen Gefäßbündels immer wieder neue Xylemelemente in Erscheinung, die aber nur über ein kurzes Stück sichtbar bleiben. Es scheint sogar, daß sie eine Tendenz zum Abzweigen haben (*R. sceleratus*, *R. gramineus*).

Bei andern Arten tritt eine deutliche Vermehrung der Xylemelemente erst zuoberst ein, wo das Gefäßbündel wie ausgefranst endet (*R. puberulus*).

Häufig findet sich eine keulenförmige Verdickung im obersten Teil des Gefäßbündels. Selten beobachtet man ein ziemlich gleichmäßig dünnes Bündel (*R. cassubicifolius* mit sehr großen, langen Staubbeuteln).

Der Gesamteindruck ist der, daß eigentlich kein Bedürfnis zur Vermehrung der Xylemelemente im Konnektiv besteht. Eher handelt es



sich um Rückbildungsstadien einer parallel verzweigten Nervatur, wie sie sich im Honigblatt entwickelt.

Die *Antheren* (bestehend aus zwei Theken mit je zwei Pollensäcken) öffnen sich durch zwei Längsrisse so, daß am reifen Stamen vier Lappen unterschieden werden können. Dann schrumpfen sie und legen sich nach auswärts, wobei die sogenannte fibröse Zellschicht nach außen gekehrt wird. Sie besteht aus Zellreihen, deren Wände durch verholzte Leisten ringsum verstärkt sind. Diese Rippen erscheinen an ihrer Basis zu strahligen Gruppen oder in Reihen angeordnet und spreizen sich nach auswärts mehr oder weniger stark.

#### *Der Pollen.*

Literatur: Maurizio (14).

Kumazawa (12).

Kumazawa stellt fest, daß nur die gequollene Form der Pollenkörner charakteristisch ist. Quellung tritt ein in wässerigem Milieu, doch ist sie bis zu einem gewissen Grad reversibel. Mit Alkohol abs. findet eine Quellung nur statt, wenn die Flüssigkeit an der Luft verdunstet, und sie kann dann nicht mehr rückgängig gemacht werden. Solche fixierte Pollenformen werden vorteilhaft mit Gentianaviolett gefärbt. Die Keimfalten oder Poren erscheinen heller als die übrige Exine.

Die Pollenformen der *R.*-Arten teilt Kumazawa in 3 Gruppen:

*Typ I* hat drei parallele Keimfalten und gleichmäßig warzige Exine. Die ungequollene Form ist ellipsoid, die gequollene kugelig.

Hierher gehören: *R. bulbosus*, *R. Flammula*, *R. sceleratus*, *R. aconitifolius*, *R. pyrenaicus*, *R. gramineus*, *R. glacialis*, *R. Thora*, *Ficaria verna*.

*Typ II* hat 4—12 Keimfalten von gleicher oder unter sich verschiedener Länge und ungleich große Warzen auf der Exine. Die ungequollene Form ist polyedrisch, die gequollene kugelig.

Hierher gehören: *R. Steveni*, *R. repens*, *R. Lingua*, *R. auricomus*.

*Typ III* hat mehr als 10 ungefähr runde Keimporen und warzigstachelige Exine. Ungequollene Form irregulär oder polyedrisch, gequollene kugelig.

Hierher gehört *R. arvensis* mit mehr als 30 Keimporen und den größten, von Kumazawa in der hier zitierten Arbeit gefundenen Pollenkörnern. Jede Keimpore trägt 2—4 Stacheln.

Bei unsern Untersuchungen des Pollens haben wir uns an die Methoden von Kumazawa gehalten. Die Körner wurden zuerst mit einer Lösung von Gentianaviolett in Alkohol abs. gefärbt und die Flüssigkeit verdunsten gelassen, sodaß gleichzeitig Quellung eintrat. Der Farbüberschuß ließ sich mit Alkohol abs. auswaschen, worauf das trockene Präparat in Balsam eingebettet werden konnte.

Die Ergebnisse unserer Untersuchungen stimmen im ganzen mit denen von K u m a z a w a überein. Doch ist beizufügen, daß sich zwischen Vertretern von *Typ I* und *Typ II* seiner Pollenformen Übergänge finden. Dasselbe wäre vermutlich bei *Typ II* und *III* der Fall, doch lag uns in *R. arvensis* nur ein einziger, extremer Vertreter vom dritten Typus vor.

Bei den Arten von *Typ I* finden sich ausschließlich Pollenkörner der entsprechenden Form, also mit 3 parallelen Keimfalten.

Bei *Typ II* mit 4—12 Keimfalten treten dagegen immer auch noch Körner des ersten Typus auf, und zwar bei verschiedenen Arten in verschieden großer Zahl. Etwa gleich groß ist das Vorkommen beider Formen bei *R. montanus* (von K u m a z a w a nicht angeführt). Bei *R. acer*, *Steveni*, *breytinus* und *repens* ist Typus I verhältnismäßig selten. *R. Lingua* haben wir auf Grund unserer Untersuchungen zum ersten Typus gerechnet, ebenso wie *R. Flammula*. Es ist aber denkbar, daß bei beiden Arten Pollenformen des zweiten Typus gelegentlich auftreten können.

Zu *Typus I* gehören *R. alpestris* und *R. parnassifolius*, die K u m a z a w a nicht vorlagen.

Zu *Typus II* würde er *R. parnassifolius* rechnen, welcher Pollen des ersten und des zweiten Typus bildet.

K u m a z a w a macht in seiner Arbeit keine Maßangaben, mit der Begründung, daß die Größe der Pollenkörner an sich stark variere und außerdem von der Behandlungsweise abhängig sei. K o c h (10) erwähnt die Mischkörnigkeit des Pollens der *Auricomi*.

Da aber die Größe der Pollenkörner in Pollenanalysen eine Rolle spielt, machen wir in den Beschreibungen der einzelnen Spezies Angaben über die von uns gefundenen Grenzwerte, gemessen an gequollenen Körnern.

## 8. Das Gynaeceum.

Literatur: Prantl (22), Häfliger (5).

Wiegand (33).

van Wisselingh (34).

Prantl, dessen Arbeit über Morphologie und Systematik der Ranunculaceen zu den Ausführungen in Engler und Prantl, «Die natürlichen Pflanzenfamilien» diene, macht folgende Feststellungen:

Im Perikarp der *Ranunculus*-Arten ist Vorhandensein oder Fehlen einer gut ausgebildeten Faserschicht, die Anzahl der Rückennerven oder das Vorkommen von seitlichen Nerven und das Auftreten oder Fehlen von Oxalatkristallen wichtig und systematisch verwertbar.



Bei *Ranunculus* findet sich nur eine Samenanlage, ohne Rudimente anderer. Die Samenanlage ist apotrop, weil aufrecht und aufsteigend, und involut, weil von der Chalaza weg abwärts gekrümmt. *Ranunculus* besitzt nur ein Integument.

Prantl teilt die Gattung in 7 Sektionen und diese zum Teil in mehrere Gruppen auf, wobei hauptsächlich die oben angeführten Struktureigenheiten des Perikarps maßgebend sind. Daneben spielen noch Farbe und Form der Honigblätter und die Form der Laubblätter eine Rolle.

Die Ergebnisse unserer Untersuchungen der *Ranunculus*früchte stimmen mit den Angaben Prantls über die Merkmale der Fruchtwand nicht immer überein. So fanden wir bei den *Flammulae* nicht 1, sondern 3 Rückenerven. Oxalatkristalle beobachteten wir, wenigstens in geringer Menge, in den Fruchtschalen fast sämtlicher Arten.

Was die Anzahl der Integumente betrifft, schließen wir uns der Auffassung früherer Autoren an, welche hierüber spezielle Untersuchungen gemacht haben, insbesondere Wiegand und Wisselingh. Die Ansicht einiger Forscher, welche Wisselingh zitiert, stimmt damit zwar nicht überein. Wir können auf diese Frage nicht näher eingehen, da sie an Hand unserer Präparate nicht einwandfrei entschieden werden kann. Die Untersuchung vollständiger Entwicklungsserien der Samenanlage wäre unerlässlich, doch liegt dies nicht mehr im Bereich der Zielsetzung für unsere Arbeit.

Wir präparierten die Früchte kurz nach dem Abfallen der Honigblätter, d. h. noch im grünen, turgeszenten Zustand. Auf die Untersuchung des Embryo haben wir verzichtet. Er ist in diesem Stadium noch nicht fertig angelegt und wurde bereits von Wiegand genauer beschrieben.

#### *Die Frucht.*

Die *Ranunculus*-Früchte werden als Schließfrüchte oder Nüsse bezeichnet. Sie sind apokarp und monomer und enthalten stets nur eine entwickelte Samenanlage. Diese ist in der Basis des Ovariums an der ventralen Naht inseriert. Das Karpell der *Ranunculus*-Früchte erhält aus der Blütenachse ein einziges Gefäßbündel, das sich in der dorsalen Kante bis zum Griffel hinauf fortsetzt. Es gibt an der Basis des Fruchtknotens die zwei ventralen Nerven ab, welche in der ventralen Naht verlaufen und die Bündelelemente für den Funikulus liefern. Bei manchen Spezies führt die Fruchtwand außer diesen drei Hauptbündeln noch einige weitere.

Soweit bestehen keine Meinungsverschiedenheiten einzelner Autoren über den Bau der *Ranunculus*-Frucht. Wiegand erwähnt die ungleiche Entwicklung der beiden Fruchtkanten. Die annähernd gerade

Kante entspricht aber der ventralen, an der Blütenachse aufwärts gerichteten Naht, und die konvexe der abaxialen dorsalen Kante, nicht umgekehrt, wie Wiegand meint. Da die Samenanlage an den ventralen Karpellrändern inseriert ist, muß sie also mit dem Funikulus gegen die gerade, adaxiale Kante gewandt sein. Dies trifft auch zu (vgl. Abb. 19), wenigstens bei allen von uns untersuchten Arten.

Die Stellung der Samenanlage wird von den meisten Autoren als anatrop bezeichnet. Prantl nennt sie aber apotrop und involut, und Hegi (8) sagt, daß sie ana- oder apotrop sei.

Geht man zur Beurteilung von der Stellung der Chalaza zum Funikulus aus, wie Prantl dies tut, so findet man, daß tatsächlich beide Möglichkeiten vorhanden sind, je nach dem Entwicklungsstand der Samenanlage. In sehr frühem Stadium hat die Chalaza noch ihre ursprüngliche apotrope Stellung über dem letzten Stück des Funikulus und liegt dorsal zur ventralen Naht. Die Mikropyle findet sich nicht ihr gegenüber, sondern abwärts gerichtet neben der Basis des Funikulus, d. h. involut.

In wenig älteren Früchten trifft man aber die Chalaza in einer Ebene, welche die Bauchnaht der Frucht rechtwinklig schneidet. Sie steht jetzt der Mikropyle gegenüber. Ihre Lage ist also durch das Wachstum sekundär anatrop geworden.

#### *Das Perikarp.*

Die Literaturangaben über den Bau des Perikarps gehen nicht stark auseinander. Zuäüßerst findet sich eine normal entwickelte *Epidermis* mit Spaltöffnungen. Gelegentlich tritt ziemlich starke Kutikularfaltung auf. Auch einzellige, spitze Haare kommen an den Früchten mancher *Ranunculus*-Arten vor, so bei den *Auricomi*, bei *Ficaria verna* und *R. arvensis*. Es sind stets spitze, einzellige, verholzte Haare, wie sie sich auf der Blattunterseite der meisten Arten finden. Gelegentlich sind sie noch lange kernhaltig. Eine besondere Entwicklung erfahren sie bei *R. arvensis*, wo sie krallenartige Form und sehr dicke Wände haben und immer auf der Spitze der Fruchtwandhöcker inseriert sind.

Das *Parenchym des Exokarps*<sup>1</sup> führt bei der nicht ganz reifen Frucht regelmäßig *Chlorophyll*.

Das *Mesokarp*<sup>1</sup> besteht aus dickwandigen, verholzten, längsgerichteten Faserzellen. Sie sind getüpfelt und oft noch kernhaltig. Wie zu erwarten, treten hier bei verschiedenen Arten Differenzen im Zeitpunkt und im Grad der Verholzung auf, ähnlich wie bei den Bündelscheiden des Stengels. Doch sind die Unterschiede in der Fruchtwand weniger groß. Auch die Dicke der Faserschicht des Mesokarps variiert und er-

<sup>1</sup> Die Differenzierung der Schichten des Perikarps geschieht nach morphologischen Gesichtspunkten, nicht nach ihrer Entstehung.



weist sich als charakteristisch für die Spezies. Sie kann nur wenige oder zahlreiche Zellagen umfassen.

Zuinnerst folgt noch eine einzige, transversal gerichtete, ebenfalls verholzte Faserschicht, die wir als *Endokarp*<sup>1</sup> bezeichnen.

*Ficaria verna* weicht von dieser Struktur der Fruchtwand etwas ab. Die Faserschichten des Mesokarps fehlen. An ihrer Stelle finden sich zwar auch stark verholzte Elemente. Sie sind aber durch Verholzung gewöhnlicher, etwas längsgestreckter Parenchymzellen entstanden, und ihre Umrisse erscheinen leicht wellig-buchtig. Auch im Endokarp treten keine Fasern auf. Es besteht aus einer einzigen Schicht plattenförmiger, in der Aufsicht polygonaler Zellen mit dünnen, aber doch verholzten und getüpfelten Wänden.

Bei der systematischen Gruppierung der *R.*-Arten durch Prantl spielte die *Innervierung* der Fruchtwand eine gewisse Rolle. Die Gefäßbündel verlaufen im Parenchym des Exokarps, meist den Fasern des Mesokarps anliegend. Es sind immer mindestens 3 Nerven, 1 dorsaler und 2 ventrale. Häufig wird der Rückennerv noch von 2 seitlichen, ebenfalls nahe der dorsalen Kante verlaufenden Bündeln begleitet. Dies ist immer der Fall bei den Vertretern der Sektion *Chrysanthé* (*Acres* nach Prantl). Aber auch bei den *Flammulae* fanden wir 3 Rückennerven. Dagegen hat *R. arvensis* eine viel reicher innervierte Fruchtwand. Prantl erwähnt nicht, daß auch Vertreter der Gruppe *Auricomus* 3 dorsale Nerven entwickeln. Sie scheinen aber in Rückbildung begriffen. Es kommt z. B. vor, daß einer der Seitennerven vorübergehend fehlt und dann durch eine neue Abzweigung des dorsalen Bündels wieder ersetzt wird. Bei *R. pygmaeus* fanden wir nur einen Rückennerv.

Prantl glaubt dem Auftreten von *Oxalat*-Kristallen in der Fruchtwand systematischen Wert beimessen zu dürfen. Er benützt dieses Merkmal sogar zur Aufteilung seiner Sektionen.

Nach den Ergebnissen unserer Untersuchungen können wir nicht bestätigen, daß dem Oxalatvorkommen größere Bedeutung zufällt. Wir haben bei fast allen Früchten Oxalat gefunden, und zwar am häufigsten an der Grenze zwischen Exokarp und Mesokarp. Die Kristalle können in bereits verholzten Elementen auftreten, sind aber meist auf das parenchymatische, dünnwandige Gewebe beschränkt.

Es wäre denkbar, daß Prantl vollkommene Einzelkristalle meint und die fast immer vorhandenen Sphaerokristalle und Drusen nicht in Betracht zieht.

Unter seinen Sektionen mit kristallführenden Früchten beobachteten wir aber nur bei einzelnen Vertretern vollkommene Kristalle. Die übrigen zeichneten sich vor andern Arten einzig durch größeren Oxalatreichtum aus.

<sup>1</sup>Die Differenzierung der Schichten des Perikarps geschieht nach morphologischen Gesichtspunkten, nicht nach ihrer Entstehung.

Nach Hasler (6) ist es unwahrscheinlich, daß der von uns gewählte Zeitpunkt der Untersuchung zur Beurteilung verfrüht war. Bei *Rhamnus* fand er typische Oxalatkristalle, noch bevor die ersten Anzeichen von Verholzung auftraten. Hingegen hat er nachgewiesen, daß die verschiedenen Formen ineinander übergehen können und weitgehend vom Kalkgehalt des Bodens abhängig sind.

Schöne kubische Kristalle mit kleinem, kugeligem Kristallisationszentrum fanden wir bei *R. repens* und *R. pyrenaicus*. *R. Lingua* und *R. Flammula* bilden dagegen schöne, prismatische Formen, ebenfalls mit kugeligem Kristallisationszentrum aus. Sphaerokristalle, welche sich der prismatischen Form nähern, kommen bei *R. parnassifolius* vor.

### *Das Integument.*

Bei allen *R.*-Arten beobachteten wir ein sehr gut entwickeltes Integument. Seine äußerste Schicht besteht aus gestreckten Elementen, welche, wie die Endokarpfasern, transversal verlaufen. Die nächste Zellschicht weist ebenfalls gestreckte Formen auf und kreuzt sich mit der ersten. Nach innen können, besonders in der Nähe der Chalaza, noch mehrere Zellschichten mit Mesophyllcharakter anschließen. Dieses Gewebe ist in den meisten Fällen sehr gut färbbar und leicht zu differenzieren. Nur bei den kleinfrüchtigen Arten, so bei *R. sceleratus*, fanden wir es stark zerrissen und undeutlich.

Darauf folgt die, von den meisten frühern Autoren erwähnte, kutikularisierte Schicht. In der Fläche haben die Zellen meist trapezoide Form. Ihr Plasma färbt sich mit Thionin dunkel, ebenso mit Haematoxylin. Die Zellwände sind im Schnitt auffallend dicker als jene der benachbarten Gewebe. Vor allem die dem Samen zugewandte Seite erscheint verstärkt. Sie gibt frühzeitig Holzreaktion mit Phlorogluzin-HCl, mit Safranin und mit Thionin. Gegenüber Farbstoffen verhält sie sich also gleich wie die Kutikularschicht der Stengel- und Blattepidermis der *R.*-Arten. In Querschnittpräparaten treten gelegentlich Zellformen auf, die an Schließzellen von Stomata erinnern. In der Umgebung der Mikropyle strecken sich die Elemente radiär, formen einen kraterförmigen Wulst und gehen in die äußere Epidermis des Integumentes über. Wir halten daher die kutikularisierte Schicht für die innere Epidermis des Integumentes. Wisselingh erwähnt, daß sie in der Fläche gerippt erscheine und daß leistenförmige Zellwandverdickungen in das Zellumen hineinragen. Auch Wiegand beschreibt diese Verdickungsleisten. Besonders ausgeprägt fanden wir sie bei *R. parnassifolius*.

Wiegand nennt die kutikularisierte Zellschicht die innere Schicht des inneren Integumentes. Die äußere Samenschale geht seiner Ansicht nach schon in der unreifen Frucht verloren. Wisselingh, der bei



*Ranunculus* auch nur 1 Integument findet, hält die gleiche Schicht für das Verschmelzungsprodukt zweier Epidermen, deren eine frühzeitig verschwinde. Es würde sich demnach um eine doppelte Kutikula handeln. Manche Autoren (von *Wysse lingh* zitiert [34]) erwähnen, daß sie an der Chalaza unterbrochen sei. Sie werde dort hie und da durch ein mehrschichtiges, verholztes Gewebe ersetzt. *Wysse lingh* sagt, dieses bilde die Fortsetzung der kutikularisierten Schicht. Nach unsern Beobachtungen bezeichnet es bei allen R.-Arten in der Chalaza die Grenze zwischen dem einen Integument und inneren Teilen der Samenanlage, jedoch erst, nachdem das Endosperm eine gewisse Entwicklung erreicht hat. Die Gefäßstränge verzweigen sich unmittelbar über der verholzten Grenzschicht und dringen nie weiter nach innen vor.

#### *Der Nuzellus.*

Zur Feststellung und Untersuchung der innerhalb des Integumentes liegenden Schichten eignen sich am besten junge Samenanlagen, deren Nuzellus noch nicht verbraucht ist (vgl. Abb. 19).

Der Nuzellus selbst besteht aus unregelmäßigem, schwammigem, nicht sehr inhaltreichem Gewebe, welches mit Thionin einen blauvioletten Ton annimmt. Zwischen diesem und der inneren Epidermis des Integumentes läßt sich eine gut differenzierte Schicht von großen, regelmäßigen, häufig radiär gestreckten Zellen unterscheiden. Im Gegensatz zum inneren Nuzellus färben sie sich etwas rötlich und sind sehr inhaltreich. Dieses Gewebe wird von *Wysse lingh* und *Häfliger* als die Epidermis des Nuzellus betrachtet. Bei *Wiegand*, der fast nur reife Früchte untersucht hat, ist es in der Zeichnung noch als obliterierte Schicht angedeutet, die er nicht speziell erwähnt. Sie begleitet die Epidermis des Integumentes bis in die Chalaza und endigt dort zugleich mit ihr. Unter der Mikropyle vermehrt sie sich auf etwa 2—4 Schichten und bildet eine kleine Erhöhung, die später verholzt.

Während der Embryosack nur langsam wächst, nimmt der Nuzellus sehr rasch ab, er zieht sich gegen das Integument hin zurück, seine Zellen entleeren sich von Inhalt und werden aufgelöst. Am längsten erhalten sie sich direkt über den Antipoden (vgl. Abb. 20), wo sie noch lange einen kernhaltigen Zellhals bilden.

Dagegen hat sich die als Epidermis des Nuzellus bezeichnete Schicht sehr gut erhalten. Ihre Elemente sind in der Form kaum verändert und immer noch inhaltreich. Wie bereits erwähnt, verholzen sie unter der Mikropyle, wo sie mehr als eine Lage bilden. Wir dachten an die Möglichkeit, es könnte sich auch um das Rudiment einer inneren Samenschale handeln. Folgende Überlegungen führten uns dazu.

Die Zellen der fraglichen Schicht unterscheiden sich vom Nuzellusgewebe durch Größe, Form und Färbbarkeit, also auch in der Art ihres

Plasmas. Vor allem werden sie nicht gleichzeitig mit dem Nuzellus aufgelöst, sondern bleiben auch nach dessen Liquidierung noch längere Zeit gut erhalten, obwohl sie zum größten Teil zartwandig sind und nur an einer einzigen Stelle verholzen. Bei *R. Thora* beobachteten wir, daß diese Schicht nicht allein unter der Mikropyle, sondern auch längs dem Funikulus aus 2—3 Zellagen bestand. Einen Mikropylekanal konnten wir in der verholzten Kalotte über der Eizelle allerdings nie finden, dagegen beobachteten wir eine nach innen sich öffnende, trichterförmige Höhlung.

Wie bereits erwähnt, finden sich bei Wisselingh Zitate, die zeigen, daß sich frühere Autoren über die Anzahl der Integumente nicht einig waren. Einer findet bei *R. arvensis* zwei Integumente. Andere sagen, daß ein oder zwei Integumente vorkommen können. Eine weitere Ansicht geht dahin, daß das innere Integument im Lauf der Entwicklung verschwinde oder mit dem äußeren verwachse und dann beide wie eines aussähen. Wiegand und Wisselingh finden ein Integument. Die meisten dieser Autoren haben die Ranunculaceenfrüchte im allgemeinen untersucht, und von der Gattung *Ranunculus* waren oft nur sehr wenige Spezies vertreten.

Häfliger (5), dessen Arbeit erst kürzlich erschienen ist, erwähnt ein Integument, doch tritt er nicht näher darauf ein. In der oben beschriebenen fraglichen Zellschicht sieht er die Epidermis des Nuzellus.

Da wir über diese Probleme nicht spezielle Untersuchungen gemacht haben, übernehmen wir die Auffassung Wisselinghs, welche auch mit der Ansicht Häfligers übereinstimmt, und bezeichnen die auf das Integument folgende, innere Zellschicht als die Epidermis des Nuzellus.

#### *Der Embryosack.*

In den jüngeren Entwicklungsstadien der Früchte umschloß der Embryosack einen mehr oder weniger großen Hohlraum, in dessen Mitte der sekundäre Embryosackkern zu erkennen war. In der Nähe der Mikropyle lagen Eizelle und Synergiden, während sich über dem Funikulus die sehr großen Antipoden fanden. In diesem Stadium trafen wir regelmäßig die Samenanlage bei den *Auricomi* an.

#### *Das Endosperm.*

Von Wiegand wurde festgestellt, daß das Endosperm der *Ranunculus*-Früchte von Stärke völlig frei, dagegen mit Aleuronkörnern angefüllt ist. Seine Form und Größe fanden wir, je nach Spezies, ziemlich verschieden. Bei der Sektion *Chrysanthé*, bei *R. arvensis* und auch bei den Gruppen *Leucoranunculus*, *Ranuncella* und *Graminifolius* nimmt es viel Raum ein. Bei *R. Flammula* ist es dagegen einseitig ent-



wickelt und läßt einen großen Raum in der Fruchthöhle frei. Dieser Hohlraum zwischen Fruchtwand und Samenanlage mag die Bedeutung einer Luftreserve haben.

### *Der Embryo.*

In dem von uns gewählten Stadium der Fruchtreife fanden wir höchstens Anfänge der Embryobildung vor. Wir zitieren daher Wiegands Angaben über den Embryo in reifen Samen von R.-Arten:

Die *Kotyledonen* sind divergent und halb so lang wie das *Hypokotyl*. Letzteres besitzt eine erkennbare *Wurzelhaube*. Eine *Plumula* wird nicht ausgebildet.

## **d) Beschreibung der einzelnen Ranunculus-Arten.**

### *Genus Ranunculus L.*

#### **Sektion Chrysanthé Spach.**

##### **1. *R. Steveni* (Andrz.) Rouy et Fouc.**

Fundorte: Umgebung von Zürich und Zweisimmen.

Ausdauernd; 30—100 cm; Grundachse waagrecht oder schräg kriechend, meist dicht rötlichborstig behaart; untere Laubblätter meist 3teilig, mit breiten, verkehrteiförmigen bis rhombischen, unregelmäßig gezähnten Abschnitten, die obern mit länglich eiförmigen Zipfeln; Hauptstengel wenig behaart, Blattstiele abstehend zottig, jüngere Laubblätter besonders unterseits dicht seidig behaart; Blüte glänzend gelb, Blütenachse kahl. Früchtchen mit breitem, hakig gebogenem Schnabel.

*Wurzel.* Epidermis kleinzellig mit konvexen, stark verdickten Außenwänden; Hypodermis aus größeren, ziemlich regelmäßigen Zellen. Stärkekörner im Rindenparenchym von 3 bis zirka 10  $\mu$  Durchmesser. Es kommen einzeln entstandene und zusammengesetzte, bis 6teilige, und zum Teil sekundär zerfallene Stärkekörner nebeneinander vor. Endodermis aus schmalen, tangential gestreckten Zellen mit verholzten Wänden. Über den Xylemstrahlen 2—3 Zellen unverholzt. Darunter eine stärkefreie, unverholzte Zellschicht. Die großen Xylemelemente (Weite zirka 33  $\mu$ ) kräftig verholzt.

*Rhizom.* Epidermis mit spitzen, verholzten Haaren, wie sie auch am Stengel vorkommen. An der Endodermis stellenweise Streifung der Radiärwände erkennbar. Daneben auf der Rindenseite gelegentlich kräftig verholzte Zellen, die der Endodermis oder dem Phloem angehören. Die äußere Endodermis setzt sich über dem Innenrand der Gefäßbündelgruppen oft in kräftig verholzten Zellen fort. Im Innern des Rhizoms häufig alte Gefäßbündelgruppen. Innere und äußere Faserscheiden im allgemeinen kräftig verholzt, jedoch nicht aus sehr mächtigen Fasergruppen bestehend. Stärkekörner wie in der Wurzel.

*Stengel.* Querschnitt: Stielrund. Epidermis mit schwach und grobwellig gerillter Kutikula und kollenchymatischen innern Zellwänden. Gelegentlich Stomata. Einzellige, spitze, verholzte Haare nicht sehr häufig; Basis zwischen die Epidermiszellen eingelassen, getüpfelt; das Haar dem Stengel zugebogen, fast anliegend. Hypodermis nicht besonders differenziert. Außenrindenparenchym aus 4—5 Schichten chlorophyllhaltigen Gewebes, von kleinen Interzellularen durchsetzt.

*Zentralzylinder:* Das Außenrindengewebe hebt sich deutlich von den größeren chlorophyllfreien Markstrahlzellen ab. Die ungleich großen Gefäßbündel

liegen, voneinander getrennt, auf einem Kreis. Stark verholzte, halbmondförmige Perizykelscheiden (Wanddicke bis zirka  $6\ \mu$ , Durchmesser<sup>1</sup> bis zirka  $15\ \mu$ ) legen sich auf der Rindenseite um das Phloem und reichen seitlich bis über das Kambium in die Markstrahlen hinein. (Vgl. Abb. 6 und 8.) Das Kambium hat die Form einer nach außen geöffneten Sichel. Im Xylem schließen einige radiäre Reihen englumiger Tracheiden an das Kambium an. Einwärts folgen größere Gefäße, oft von einem Kranz von Tracheiden oder unverholzten Elementen umgeben. Die weitesten Gefäße ( $30\text{--}33\ \mu$ ) finden sich an beiden radialen Seiten, am Rand des Xylems. Gegen das Mark hin folgt eine Gruppe unverholzter Vasalparenchymzellen. Die Innenseite des Gefäßbündels umgibt eine dünne Scheide ziemlich enger, verholzter Zellen mit polygonalem Umriß und geraden Querwänden. Markstrahlen etwa 3—6 Zellen breit. An der Grenze gegen die Außenrinde erscheinen ihre Wände leicht verdickt und geben ziemlich kräftige Holzreaktion. Auch die erste, über die Perizykelscheiden hinlaufende Parenchymschicht weist meist verholzte Zellwände auf. Die Intensität der Holzreaktion nimmt im Markstrahl gegen das innere Mark hin allmählich ab. Auf den Ring der Gefäßbündel folgt nur eine schmale Schicht großer, polygonaler Markzellen. Ihre Form ist dieselbe wie die der Markstrahlzellen, sie sind aber etwas weitleumiger und haben unverholzte Wände. Durch Zerreißen der innern Markzellen wird der Stengel hohl.

**Längsschnitt:** Alle Elemente, auch die Epidermiszellen prosenchymatisch gestreckt, mit quergestellten, spaltförmigen oder ovalen bis rundlichen Tüpfeln. Stomata über die Epidermis etwas erhaben, Außenrindenparenchym regelmäßig, mit gegen die Querwände hin etwas verjüngten Zellen. Perizykelfasern langgestreckt (mittlere Länge zirka  $120\ \mu$ ), Enden spitz zulaufend, wenig getüpfelt und gewöhnlich ohne Kerne. Wo solche erkannt werden können, sind sie meist geschrumpft und deformiert. Nur eine oder wenige, dem Siebteil benachbarte Faserschichten führen scheinbar unveränderte Kerne. Im Kambium und Phloem fallen sehr lange, fadenförmige Zellkerne auf (bis  $48\ \mu$  lang). Sie gehören vor allem den engen Kambium- und Geleitzellen an, wie der Querschnitt bestätigt. Im Xylem zunächst dem Kambium Tüpfeltracheiden, dann Ring- und Spiralgefäße mit flachen Schraubengängen. Die jüngeren (näher beim Kambium gelegenen), weiten seitlichen Gefäße tragen zahlreiche, kleine, etwas quergestreckte Tüpfel (Öffnung zirka  $4\ \mu$ ), die oft sehr regelmäßig in versetzten Reihen angeordnet sind. An den Stellen der frühern Querwände zeigen die Tüpfelgefäße oft eine internodienartige Erweiterung. Zuerst folgen enge Spiralgefäße mit meist verzogenen Schraubengängen und schmale, unverholzte Vasalparenchymzellen. Zwischen den Gefäßbündeln fallen die weitleumigen, verholzten Markzellreihen auf, mit großen, ovalen oder spindelförmig gestreckten Kernen.

**Blütenstiel.** Querschnitt: Undeutlich 5 oder 6kantig, leicht gefurcht. Epidermis wie am Stengel, aber mit vielen Haaren. Außenrinde stärker von Interzellularen durchsetzt als am Stengel und nicht deutlich vom Zentralzylinder abgegrenzt. Die Zellgröße nimmt nach innen etwas zu, das Gewebe geht allmählich in die hier noch nicht verholzten Markstrahlen über. 5—6 größere Gefäßbündel wechseln ab mit ungefähr ebensoviel kleineren. Perizykelfasern dünnwandig, aber doch verholzt (Beurteilung im Längsschnitt). Inneres Mark etwas zerrissen.

**Blütenachse.** Querschnittserie: Von unten nach oben verbreitert sich der Blütenstiel direkt unter der Achse zu einer leicht vorstehenden Leiste, die Gefäßbündel rücken mehr ins Zentrum, das Mark ist nicht mehr zerrissen. Spitze, verholzte Haare fehlen im Bereich der Blütenachse. Etwas weiter oben schließen sich die Nervenbündel zu einem Ring mit nur wenigen Lücken. Jeder Gefäßstrang gibt seitlich schräg aufwärts zwei Nebenstränge ab, von denen sich jeder mit einem

<sup>1</sup> Durchmesser der Fasern immer inklusive Wand.



Nebenstrang des benachbarten Bündels vereinigt, um sich weiter oben, an der Peripherie, wieder mehrfach zu zerteilen. Wenig oberhalb lassen sich im Zentralzylinder wieder ebensoviele Gefäßbündel, als im Blütenstiel vorhanden waren, deutlich getrennt unterscheiden. Sie schließen sich aber nochmals zu einem Ring, der fortlaufend kleinere Bündel an Blütenorgane abgibt und sich erst im obersten Teil der Blütenachse endgültig in viele Stränge auflöst, von denen jeder zu einem Karpell führt. Die Perizykelscheiden endigen mit dem Blütenstiel. Doch können auf der Rindenseite der Gefäßbündel, ebenso wie in den Randzellen der Blütenachse und in den Markstrahlen, verholzte Parenchymzellen auftreten. Bis zur Fruchtreife nimmt die Verholzung sämtlicher Parenchymelemente der Blütenachse immer mehr zu. Auch der Blütenstiel verholzt in seinem oberen Teil zuletzt völlig. Gleichzeitig tritt eine Gewebeschrumpfung, besonders der Blütenachse ein.

**Längsschnitt:** Der oben beschriebene Gefäßverlauf bestätigt sich. Im Parenchym, besonders längs der Gefäße reichlich Stärke eingelagert.

**Blattstiel.** Querschnitt wenig unterhalb der Blattspreite beim grundständigen Blatt ungefähr nierenförmig. Haare häufiger als am Stengel. Die der Stielrinne benachbarten Gefäßbündel invertiert. Markstrahlzellen nur in älteren Stielteilen verholzt. Übrige Merkmale wie am Hauptstengel, Verholzung jedoch im allgemeinen weniger weit fortgeschritten.

**Laubblatt.** Querschnitt: Obere Epidermis großzelliger als untere. Spitze, verholzte Haare beiderseits zwischen die Epidermiszellen eingelassen. Die umgebenden Zellen mehr oder weniger erhöht und oft schwach verholzt. Dünnwandige, keulenförmige Haare nur auf der Oberseite und im Querschnitt nur selten sichtbar. Eine Reihe hoher Palisaden. Schwammgewebe locker. Faserscheide der Nerven höherer Ordnung auf der Phloemseite schwach verholzt. Palisaden über den größeren Nerven unterbrochen und darüber in der Blattoberfläche tiefe, schmale Rinne. Unter dem Bündel ist das lockere Schwammparenchym durch dichtes Gewebe ersetzt. Nerv auf der Unterseite etwas vorstehend. In den Blattsähen chlorophyllfreies Epithem. Blattdicke ca.  $230\ \mu$ , ziemlich konstant.

**Flächenpräparat:** *Oberseite:* Epidermiszellen unregelmäßig polygonal, kaum wellig-buchtig. Nachbarzellen der verholzten spitzen Haare meist verholzt. Stomata häufig, am zahlreichsten an den Blattsähen, wo sie zu Wasserspalten ausgebildet sind. Spitze Haare: ca.  $21\ \mu$  dick, Wanddicke ca.  $6\ \mu$ , Länge bis ca.  $600\ \mu$ , aber häufig nur  $140\ \mu$ , am selben Blatt nebeneinander vorkommend. Dünnwandige, unverholzte Haare zahlreich, von abgerundeter Keulenform, die größten  $90\text{--}105\ \mu$  lang und im obersten Drittel bis  $36\ \mu$  breit. *Unterseite:* Epidermiszellen wellig-buchtig. Größe der Stomata: ca.  $30\ \mu$  :  $45\ \mu$ . Spitze Haare ca.  $12\ \mu$  dick und durchschnittlich ca.  $625\ \mu$  lang.

**Kelchblatt.** Unten behaart (spitze, verholzte Haare); auf der Oberseite kommen an der Basis dünnwandige, unverholzte Trichome vor. Ränder der Sepala oft nur zwei Zellschichten dick.

**Honigblatt.** Gelb. Oberseite glänzend. Unterseite nicht behaart. Ventrals, z. T. freistehende Honigschuppe. Stärkehaltige Subepidermis der Oberseite stark geneigt, spitzer Winkel gegen Blattbasis geöffnet. Unregelmäßige Honigblattbildungen häufig. Nebennektarien mit Sekretionsgewebe kommen vor an Stellen mit starker, oft einseitiger Innervierung.

**Stamina.** Oberer Teil des Staubfadens etwa doppelt so breit wie die Basis. Gefäßbündel im Konnektiv annähernd in zwei Stränge geteilt.

**Pollen.** 4 Keimfalten, selten nur drei. Größe:  $18\text{--}21\ \mu$ .

**Frucht.** Fruchtwand glatt, unbehaart. Ca-Oxalat in Sphaerokristallen von abgerundeten kubischen Formen im Exokarp. Drei Rückennerven. Längsgerichtete Faserschichten des Mesokarps gut ausgebildet, ebenso die eine, transversale Faser-

schicht des Endokarps. Beide kräftig verholzt. Innere Epidermis des Integumentes allseitig etwas verholzt, am stärksten auf der Kutikularseite. Anlagen von Stomata im Querschnittpräparat sichtbar. Epidermis des Nuzellus als eine Schicht inhaltsreicher, radiär gestreckter Zellen erkennbar. In der Mikropyle Integument verholzt. Darunter Epidermis des Nuzellus mehrschichtig, ebenfalls verholzt.

Endosperm im untersuchten Stadium groß, die Fruchthöhle ziemlich gut ausfüllend. Anfangsstadien des Embryo vorhanden.

### Charakterisierung.

*R. Steveni* gehört zu den frühzeitig und kräftig verholzenden *R.*-Arten. Doch bildet er im Rhizom nicht sehr mächtige verholzte Faserkomplexe aus.

Typische Merkmale sind: Im Stengelquerschnitt die elliptische Form der Gefäßbündel (vgl. *R. repens*). Breite und Verholzungsgrad der Markstrahlen sowie die Mächtigkeit der Perizykelscheiden (vgl. *Auricomi*). Polygonaler, geradseitiger Querschnitt der Elemente der Gefäßbündelscheide auf der Markseite (vgl. *R. breyninus*). Im Längsschnitt ist typisch die Form und Verteilung der Tüpfel an den großen Tüpfelgefäßen (vgl. *R. aconitifolius*). Blütenachse unbehaart (vgl. *R. breyninus* und *R. repens*). Am Blatt ist die Größe der spitzen, verholzten und der dünnwandigen, unverholzten Haare der Oberseite charakteristisch (vgl. *R. acer*).

### 2. *R. acer* L.

Fundorte: Brig (Wallis), S. Abbondio (Tessin). Herbarexemplar von Mastrils (Graubünden).

Ausdauernd, 30—100 cm; Grundachse kurz, verdickt, schief aufsteigend. Untere Laubblätter handförmig geteilt, mit fast rhombischen, tief eingeschnittenen Abschnitten und lanzettlichen, eingeschnitten gezähnten Zipfeln; obere 3teilig, mit lineal lanzettlichen Abschnitten. Behaarung wie bei *R. Steveni*, jedoch mehr anliegend und weich. Blüte glänzend, gelb; Blütenachse kahl.

Wurzeln. Fast gleich wie bei *R. Steveni*. Stärkekörner bis 12  $\mu$ . Große Xylem-elemente bis 50  $\mu$  weit.

Rhizom. Epidermis mit vielen spitzen, verholzten Haaren. Sehr ähnlich wie *R. Steveni*. Stärkekörner fast nur feinkörnig 3—4  $\mu$ .

Stengel. Querschnitt: Kein Unterschied gegenüber *R. Steveni*, außer daß die Behaarung noch spärlicher ist und fast fehlt. Weite der größten Gefäße 45  $\mu$ . Breite der Markstrahlen ca. 3—7 Zellen, Perizykelscheiden 7—10 Zellen tief.

Längsschnitt: Gleich ebenfalls jenem von *R. Steveni*. Die Tüpfel der Gefäßwände sind etwas größer (ca. 6  $\mu$ ).

Blütenstiel wie bei *R. Steveni*.

Blütenachse wie bei *R. Steveni*, unbehaart.

Blattstiel wie bei *R. Steveni*. Behaarung spärlicher.

Laubblatt. Querschnitt: Gleich wie *R. Steveni*. Blatt etwas dünner, ca. 210  $\mu$ .

Flächenpräparat: Oberseite: Epidermis wie bei *R. Steveni*. Spitze Haare etwas zahlreicher, ca. 27  $\mu$  dick, Wanddicke 6  $\mu$  (—8), Länge ca. 1000  $\mu$ . Keulenhaare im Gegensatz zu *R. Steveni* meist zugespitzt. Länge 140—150  $\mu$ , Dicke 36  $\mu$ . Unterseite: Epidermis wie bei *R. Steveni*. Größe der Stomata 30  $\mu$  : 45  $\mu$ . Spitze Haare ca. 1150  $\mu$  lang.

Kelchblatt: wie *R. Steveni*.



*Honigblatt*: wie *R. Steveni*.

*Stamina*: wie *R. Steveni*.

*Pollen*: wie *R. Steveni*, Größe: 21—27  $\mu$ .

*Frucht*: analog wie bei *R. Steveni*.

### **Charakteristik.**

*R. acer* gleicht anatomisch in allen Teilen sehr stark dem *R. Steveni*. Wie dieser verholzt er frühzeitig in den Perizykelscheiden und auch in den Markstrahlen. Der Grad der Holzeinlagerung scheint jedoch eher etwas geringer zu sein. Die Weite der größten Gefäße übertrifft jene bei *R. Steveni* ein wenig. Das sicherste und einfachste Unterscheidungsmerkmal bietet aber hier die Größe der Haare auf der Blattoberfläche. Zahlreiche Messungen an Blättern beider Spezies zeigten, daß diese Größen ziemlich konstant sind. Die Differenz zwischen den längsten spitzen Haaren beider R.-Arten beträgt auf der Blattoberseite ca. 400  $\mu$ .

### **3. *R. breyninus* Crantz.**

Fundorte: Glattdrugg und Regensdorf (Kt. Zürich).

Ausdauernd, 12—60 cm hoch. Grundachse schief aufsteigend. Untere Laubblätter fast bis zum Grunde handförmig 3teilig, mit rautenförmigen, konkav eingeschnittenen Abschnitten (= Mitteilung von Herrn Prof. W. Koch) und mäßig spitzen Zipfeln. Blütenstiele gefurcht. Behaarung der Pflanze reichlich, rauh, meist abstehend. Blüte glänzend gelb. Blütenachse behaart.

*Wurzel*. Ähnlich wie die besprochenen 2 Arten. Rindenparenchym sektorenweise stark zerrissen, noch vor Austritt der Wurzel aus dem Rhizom. Stärkekörner ca. 9  $\mu$ . Endodermis stark verholzt. Darunter eine stärkefreie, unverholzte Zellschicht. Gefäße bis ca. 40  $\mu$  weit (vgl. Abb. 1).

*Rhizom*. Epidermis verhältnismäßig schwach behaart. Endodermis im untern Rhizomteil als kontinuierliche, schwach verholzte Schicht erkennbar, ohne besondere Differenzierung der Radiärwände. Tendenz zur frühzeitigen Bildung von sehr starken, verholzten Faserkomplexen am innern und äußern Rand der Gefäßbündelgruppen. Stärkekörner wie in der Wurzel, aber kleinere Körner herrschen vor. (Vgl. Abb. 3.)

*Stengel*. Querschnitt: Umriß annähernd rund. Kutikula mit scharfer Längsrillung. Spitze, verholzte Haare häufig und in einem stark erhöhten Hügel von Epidermiszellen inseriert, derart, daß die wenig verjüngte Haarbasis schräg bis waagrecht unter der Epidermis hervortritt, während das Haar auswärts gebogen und stark abstehend ist (vgl. Längsschnitt). Die Struktur des Querschnittes gleicht sehr derjenigen von *R. Steveni*. Außenrinde weniger deutlich gegen die Markstrahlen abgegrenzt. Faserscheiden der Bündel gut ausgebildet und verholzt. Sie setzen sich in etwa 2 Zellreihen auch über den inneren Rand der elliptischen Bündel fort. Die Faserelemente auf der Markseite der Bündel unterscheiden sich von denen bei *R. Steveni* durch stärkere Verholzung sowie durch ihren, tangential zum Gefäßbündel etwas gestreckten, nicht isodiametrischen Querschnitt. Die ganze Bündelscheide (Wanddicke der äußern Fasern bis ca. 6  $\mu$ , gestreckter Durchmesser bis ca. 24  $\mu$ , Perizykel 7—9 Fasern stark) bei *R. breyninus* macht den Eindruck eines einheitlichen, lückenlosen Ringes. Die Bündel ragen hie und da ein wenig in die Markhöhle vor. Weite der größten Gefäße = ca. 30—36  $\mu$ . Markstrahlen ca. 4—9 Zellen breit, weniger verholzt als bei *R. Steveni* (vgl. Abb. 8).

Längsschnitt: Gleicht dem von *R. Steveni* weitgehend. Als Verschiedenheit fällt auf, daß sich neben den Tüpfelgefäßen nahe dem Kambium sehr große

Spiralgefäße finden, wogegen Ringgefäße selten sind oder sogar zu fehlen scheinen. Bei den vom Schnitt getroffenen, weiten Gefäßen kann der flache Umlauf der Schraube nicht von der Leiste eines Ringgefäßes unterschieden werden.

**Blütenstiel.** Querschnitt: Stark gefurcht, die stärksten Ausbuchtungen über den größten Bündeln; es kommt annähernd Fünfkantigkeit zustande. Behaarung reichlich. Anatomischer Bau analog wie im Stengel.

**Blütenachse.** Längsschnitt: Die verholzten Fasern der Perizykelscheiden setzen sich bis in das Parenchym des Blütenkegels hinein fort. Sie können als einreihige Zellschicht oder vereinzelt auf der Phloemseite vieler kleiner Bündel festgestellt werden. Zellen des innern Markes weitgehend verholzt. Die Bündel verlaufen im Blütenkegel ziemlich tief.

Auf dem Blütenboden reichlich verholzte, spitze Haare, doch nur in der Region der Karpelle.

**Blattstiel.** Querschnitt: Oval-rundlich, mit tiefer, schmaler Stielrinne und ungefähr im Kreis angeordneten Bündeln. Im übrigen Anatomie wie im Stengel.

**Laubblatt.** Querschnitt: Sehr ähnlich wie *R. Steveni*. Schwammgewebe breiter. Hauptnerv auf der Unterseite stark vorstehend. Blattdicke ca. 285  $\mu$  bei sehr kleinen Exemplaren, bis ca. 340  $\mu$  bei großwüchsigen.

**Flächenpräparat:** Oberseite: Epidermiszellen schwach wellig-buchtig, um die spitzen Haare stark vorgewölbte Hügel bildend. Spitze Haare ca. 33  $\mu$  breit, Wanddicke ca. 9  $\mu$ , Länge von 260  $\mu$  bis ca. 1000  $\mu$ . Keulenhaare: größte Breite in der Mitte, Ende zugespitzt. Breite ca. 36  $\mu$ , Länge ca. 180  $\mu$ . Unterseite: Epidermiszellen stark wellig-buchtig. Größe der Stomata 39  $\mu$  : 66  $\mu$ . Spitze Haare in Epidermishügeln inseriert, ca. 36  $\mu$  breit, 900  $\mu$  lang.

**Kelchblatt.** Unterseits mit kräftigen, verholzten Haaren, oft Zwillinge. Oben nur dünnwandige Keulenhaare, zum Teil ebenfalls Zwillinge.

**Honigblatt.** Ähnlich wie bei *R. Steveni*, Nektarium mit langer, dünner ventraler Schuppe. Stärkehaltige Subepidermis stark geneigt, spitzer Winkel gegen Blattbasis geöffnet. Xylemgruppen der Innervierung stärker verholzt als bei andern Arten.

**Stamina.** Ähnlich wie bei *R. Steveni*, Bündelteilung besonders deutlich.

**Pollen.** 4 Keimfalten, selten nur 3. Größe: 36—40  $\mu$ .

**Frucht.** Analog wie bei *R. Steveni* (vgl. Abb. 20).

### Charakterisierung.

*R. breyninus* ist unter allen von uns untersuchten Arten jene, die am frühesten und am stärksten verholzte Faserelemente aufweist. Dabei beschränkt sich die Verholzungstendenz weitgehend auf die Fasern, die Gefäße und Tracheiden und die spitzen einzelligen Haare und ergreift höchstens gegen Ende der Vegetationszeit größere Teile des Parenchymgewebes. Ein Charakteristikum der Spezies ist auch die starke Behaarung und Art, wie die spitzen, verholzten Trichome inseriert sind (vgl. Abschnitt über den Stengelquerschnitt S. 446).

**Typische Merkmale:** im Stengelquerschnitt die Form der Gefäßbündel (vgl. *R. repens*). Tangential gestreckter Querschnitt der Faserzellen auf der Markseite der Bündel (vgl. *R. Steveni*). Stark gefurchter Querschnitt des Blütenstiels (vgl. *R. Steveni* und *R. montanus*). Behaarung der Blütenachse in der Karpellzone (vgl. *R. Steveni* und *Auricomi*). Die oben erwähnte Querschnittform der innern Bündelscheidefasern beobachteten wir bei zahlreichen Exemplaren. Eine Pflanze (Fundort: Egelsee bei Dietikon) zeigte jedoch die typische Ausbildung dieses



Merkmals nicht und war am Gefäßbündel von *R. Steveni* nicht mit Sicherheit zu unterscheiden. Im Zweifelsfall genügen aber die andern oben erwähnten Merkmale.

#### 4. *R. repens* L.

Fundorte : Umgebung von Zürich, diverse auseinanderliegende Stellen; Zweisimmen.

Ausdauernd, 15—50 cm. Wurzelfasern dünn. Stengel aufrecht oder aufsteigend, anliegend behaart oder fast kahl. Laubblätter lang gestielt, 3teilig, mit gestielten Abschnitten. Abschnitte der untern Laubblätter verkehrteiförmig, eingeschnitten, die der obern länglich, ungeteilt. Blüte glänzend, gelb. Blütenachse etwas behaart. Früchtchen glatt.

*Wurzel.* Außenrindenparenchym mit Stärkekörnern bis zu 12  $\mu$ , welche meist 3- und 4teilig zusammengesetzt sind. Endodermis ungleich verholzt, oft noch gar nicht, oder dann so, daß verholzte und unverholzte Zellen unregelmäßig abwechseln und sich ebensowohl über den Phloem- wie über den Xylemgruppen finden. Darunter eine unverholzte, stärkefreie Zellschicht. Gefäße bis ca. 60  $\mu$  weit.

*Rhizom.* In der Literatur fanden wir keine Angaben über das Vorhandensein eines Rhizoms bei *R. repens*. Ältere Pflanzen haben aber einen ziemlich dicken, steil aufsteigenden Wurzelstock (ca. 1 cm dick und mehr). Spitze, verholzte Haare spärlich vorhanden. Endodermis meist gleichmäßig schwach verholzt, stellenweise mit verdickten Radiärwänden. Auf der Phloemseite gelegentlich stark verholzte, dickwandige Fasergruppen mit deutlicher Tüpfelung. Auf der Markseite ebenfalls stark verholzte, zum Teil große Sklerenchymfasergruppen. Stärke reichlich, wie in der Wurzel.

Ein aufrechter *Hauptstengel* fehlt *R. repens*. An seine Stelle tritt der Ausläufer.

*Ausläufer.* Querschnitt: Umriß rund bis oval. Kutikula schwach längs gestreift. Spitze, verholzte Haare kommen vor. Das Parenchym der Außenrinde großzelliger als bei *R. Steveni*. Die Zellgröße nimmt gegen innen etwas zu. Der Bau des Zentralzylinders unterscheidet sich nicht stark von jenem des Stengels bei *R. Steveni*. Der Bau von Phloem, Kambium und Xylem ist ebenfalls ähnlich, doch weist *R. repens* Gefäße von größerem Lumen auf (Weite bis 66  $\mu$ ). Ihre einzelnen Glieder verengen sich manchmal gegen die Enden zu einer ringförmigen Einschnürung an den Stellen der frühern Querwände. Diese werden im Schnitt gelegentlich sichtbar. Die Ausbildung der Faserscheiden ist bei *R. repens* sehr unkonstant. Sie werden zwar stets angelegt (ca. 5—6 Zellen tief), bleiben aber oft sehr lange unverholzt. Es scheint, daß das Einsetzen der Verholzung mit der Blütezeit in Beziehung steht. Die Blütenstiele besitzen immer normal ausgebildete, verholzte Bündelscheiden und ebenso die Ausläufer, welche Blütenstiele tragen. Dagegen haben wir Mitte November einen ausgewachsenen, kräftigen Ausläufer zwischen Hauptstock und Adventivwurzel untersucht, dessen Faserscheiden völlig unverholzt waren. Die fertig ausgebildete, verholzte Bündelscheide, welche dem Gefäßbündel erst das charakteristische Aussehen gibt, gleicht stark jener von *R. breyninus*. Auch hier ist das Bündel von einem vollständigen, verholzten Ring umgeben, da sich die Perizykelscheiden (Wanddicke 3—4  $\mu$ , Weite bis ca. 21  $\mu$ ) in 1—2 tangential gestreckten Zellreihen scheinbar auch über die Markseite desselben fortsetzen. Der Übergang vom Perizykel zur inneren Bündelscheide ist aber nicht so lückenlos wie bei *R. breyninus*. Zu beiden Seiten des Kambiums schiebt sich je eine dünnwandige, meist nur leicht verholzte sogenannte Durchlaßzelle zwischen die Faserelemente. Sie unterscheidet sich von diesen vor allem durch ihr größeres Lumen und macht den Eindruck einer vorgeschobenen Markstrahlzelle. Nach Strasburger (31) fällt ihr die Bedeutung eines Durchlaßstreifens zu.

Die Form des fertig ausgebildeten Gefäßbündels ist im Querschnitt breit eiförmig, mit einwärts gerichteter Spitze. Die größte Breite findet sich von einer Durchlaßzelle zur andern und schneidet das Kambium. Bei *R. breyninus* ist dagegen der Querschnitt ziemlich genau elliptisch und wird von der kürzeren Achse halbiert. Die Markstrahlzellen sind in einem Ausläufer mit verholzten Perizykelscheiden ebenfalls leicht verholzt (vgl. Abb. 9) und ca. 5—10 Zellen breit.

**Längsschnitt:** Außer den bei *R. Steveni* beschriebenen Gefäßtypen kommen bei *R. repens* noch Netzleistentracheen vor. Es sind, zusammen mit einigen Tüpfelgefäßen, jene mit dem größten Lumen.

**Blütenstiel. Querschnitt:**

- a) im unteren Teil: Umriß undeutlich 5eckig. Im übrigen wie der Ausläufer. Größe der Fasern ebenso wie dort. Weite der größten Gefäße hier aber nur ca. 39  $\mu$ . Markstrahlen 10—12 Zellen breit.
- b) im oberen Teil: Stielkanten deutlicher. Ca. 5 größere Bündel wechseln mit 5 kleineren ab. Über den kleinen Nerven ist das Außenrindenparenchym zerrissen.

**Längsschnitt:** Aus dem untern Teil. Im Xylem kommen dieselben Gefäßarten vor wie bei *R. Steveni*. Die beim Ausläufer von *R. repens* beschriebenen Netzleistengefäße fehlen also hier, was wohl mit dem engeren Lumen der Elemente zusammenhängt (vgl. Ausläufer).

**Blütenachse. Längsschnitt:** Ähnlich wie bei den vorhergehenden Arten. Faserscheiden sind im Bereich der Blütenachse nicht ausgebildet, sondern nur einzelne verholzte Zellen vorhanden. Die Bündel verlaufen im Blütenkegel tief. In der Karpellregion der Achse spitze, verholzte Haare inseriert.

**Blattstiel. Querschnitt:** Nierenförmig. Viel spitze, verholzte Haare, an der Basis von einer kraterartigen Erhöhung von Epidermiszellen eingefast. Die Faserscheiden bleiben sehr lange unverholzt. Im August (d. h. zur Blütezeit) wurden sie, ebenso wie im Ausläufer, verholzt gefunden. Nestler (18) erwähnt als typisches Artmerkmal das Vorragen des größten, der Stielrinne gegenüberliegenden Gefäßes in die Markhöhle. Es tritt damit aus dem Kreis der übrigen Bündel heraus.

**Laubblatt. Querschnitt:** Ähnlich wie bei *R. Steveni*. Nervenrinnen auf der Blattoberseite etwas breiter. Nerven auf der Unterseite stark vorstehend. Blattdicke 230—265  $\mu$ .

**Flächenpräparat: Oberseite:** Epidermiszellen geradlinig polygonal, um die spitzen Haare kraterförmig erhöht. Spitze Haare 21  $\mu$  dick, Wanddicke ca. 6  $\mu$ , Länge 600—850  $\mu$ . Zwillingstrichome häufig. Keulenhaare ca. 27  $\mu$  dick, bis 120  $\mu$  lang. **Unterseite:** Epidermiszellen wellig-buchtig. Größe der Stomata 21  $\mu$ : 60  $\mu$ . Spitze Haare 21  $\mu$  dick, Wanddicke ca. 4  $\mu$ , Länge bis ca. 1000  $\mu$ .

**Kelchblatt.** Wie bei *R. Steveni*, etwas stärker behaart.

**Honigblatt.** Wie bei *R. Steveni*, Honigschuppe etwas größer, breiter.

**Stamina.** Wie bei *R. Steveni*.

**Pollen.** 4 Keimfalten, selten nur drei. Größe 30—36  $\mu$ .

**Frucht.** Fruchtwand ähnlich wie bei *R. Steveni*, unbehaart. 3 Rückennerven. Calciumoxalatkristalle häufig als vollkommene Würfel ausgebildet, in deren Mitte das Kristallisationszentrum als kugelförmiger Punkt erkennbar. Daneben auch Sphaerokristalle und Drusen. Die innerste Schicht des unverholzten Exokarps enthält fast in jeder Zelle einen Kristall der einen oder andern Form. Samenanlage wie bei *R. Steveni*.



### Charakterisierung.

*R. repens* steht im Grad der Holzeinlagerung zwischen *R. Steveni* und *R. breyninus* drin und gehört zu den kräftig verholzenden Arten. Zeitlich verzögert sich aber der Eintritt der Verholzung sehr lange, wahrscheinlich bis zur Blütezeit (Juli bis August). Vorher und auch später finden sich zu voller Größe entwickelte Stengelorgane ohne verholzte Faserscheiden.

Typische Merkmale: Im Stengelquerschnitt Eiform der Gefäßbündel mit einwärtsgerichteter Spitze (vgl. *R. breyninus* und *R. cassubicifolius*). Großes Lumen der Gefäße und Vorkommen von Netzleistentracheen im Ausläufer. Auftreten von spitzen, verholzten Haaren in der Karpellregion der Blütenachse (vgl. *R. Steveni* und *R. acer*).

### 5. *R. montanus* Willd.

Fundorte: Brig (Wallis), Celerina, Alp Clavadatsch (Oberengadin), Lunghinpaß (Maloja); Herbarexemplar v. Niesen. Ausdauernd, 5—45 cm hoch. Stengel meist anliegend bis aufrecht abstehend behaart. Grundblätter handförmig geteilt, mit verkehrt eiförmigen, 3spaltigen Abschnitten. Unterstes Stengelblatt 5teilig, mit länglich linealen Abschnitten. Blütenstiel rund. Blüte gelb, glänzend. Blütenachse an der Spitze behaart. Früchtchenschnabel kurz, gekrümmt, etwa  $\frac{1}{3}$  (selten  $\frac{1}{2}$ ) so lang als das Früchtchen.

Wurzel. Wurzelstruktur ähnlich wie bei den bisher beschriebenen Arten. Stärkekörner nicht zusammengesetzt, von ovaler, oft stark gestreckter Form, manchmal mit exzentrischem Kern. Länge bis 18  $\mu$ , Breite 6—12  $\mu$ . Auch kleine runde Körner von wenig mehr als 3  $\mu$  kommen vor. Endodermis und darunter liegende, unverholzte Schicht ähnlich wie bei *R. Steveni*. Statt der dort beobachteten, spitzen Sternform hat das Xylem hier nach außen verbreiterte Äste, so daß sein Querschnitt in einer tetrarchen Wurzel die Form eines Malteserkreuzes zeigt. Gefäßweite bis 45  $\mu$ .

Rhizom. Im oberen Teil hie und da spitze, verholzte Haare in der Endodermis inseriert. Tiefer im Wurzelstock die äußeren Rindenschichten verholzt. Überhaupt zeigt das Rhizom starke Neigung zur Verholzung, und zwar werden nicht, wie gewöhnlich, nur mehr oder weniger breite Zellbänder davon ergriffen, welche als Einfassung der größeren Gefäßbündelgruppen wirken. Am Innenrand jedes größeren, noch zur aktiven Zone gehörenden Bündels verholzt eine Gruppe von Markzellen, welche meist viel größer ist als das ganze Xylem des betreffenden Bündels. Solche sklerenchymatische Zellgruppen setzen sich bis gegen die Mitte des Markes fort. Man findet gelegentlich im Zentrum des Rhizoms auch große Steinzellnester ohne sichtbare Beziehung zu einem Bündel. Am Außenrand des Zentralzylinders tritt eine Endodermis nur im untersten Rhizomteil als einzelne, verholzte Schicht auf, während sich weiter oben fast immer stark verholzte Gruppen am Rand des Phloems finden. Stärke sehr reichlich; Formen wie in der Wurzel, aber nur ca. 10  $\mu$  groß.

Stengel. Querschnitt: Umriß stielrund. Kutikula unregelmäßig wellig gerillt. Epidermis großzellig. Hypodermis verhältnismäßig gut differenziert. Zellen in Größe und Form denen der Epidermis ähnlich. Spitze, verholzte Haare häufig; sie sind tief zwischen die Epidermiszellen eingelassen. Außenrindengewebe ziemlich dicht und regelmäßig, ohne größere Lufträume. Die Gefäßbündel haben eine Faserscheide aus einer 3—5 Zellen tiefen Schicht ziemlich weitleumiger, schwach verholzter Elemente. (Wanddicke 2—3 [—5]  $\mu$ , Durchmesser der Fasern bis zu 20  $\mu$ , am Rand des Perizykels auch mehr.) Phloem ziemlich unregelmäßig; Kambium un-

deutlich. Im Xylem folgt zunächst eine Zone engzelliger, faserähnlicher Tracheiden, dann einwärts die größeren Gefäße, von denen die weitesten sich an den beiden Flanken des Bündels finden. (Weite ca. 24—30  $\mu$ , bei ovalem Querschnitt größter Durchmesser bis ca. 36  $\mu$ .) An den Enden der Gefäßglieder werden hier wie bei *R. repens* gelegentlich die Einschnürungen sichtbar. Zuletzt folgt noch eine Gruppe von Vasalparenchym und eine schmale innere Faserscheide, welche an größeren Bündeln schwach verholzt erscheint. Markstrahlen 3—8 Zellen breit, gelegentlich noch breiter. Ihre Zellen meist stark verzogen und unregelmäßig deformiert. Das innere Mark großzellig und gewöhnlich zerrissen.

Für die Querschnittsform der Bündel und der Faserscheiden von *R. montanus* fällt es schwer, feste Anhaltspunkte zu geben. Er ist in bezug auf Grad und Zeitpunkt der Verholzung der Stengelorgane unter den von uns untersuchten Arten am wenigsten konstant. Nestler (18) beschreibt einen stark verholzten Blattstiel dieser Spezies. Wir haben 8 verschiedene Exemplare untersucht, wovon nur 2 fertig verholzte Stengelorgane aufwiesen. Alle andern, die zum Teil bereits verblüht waren, zeigten noch keine deutlich verholzte innere Bündelscheide und noch ganz unverholzte Markstrahlzellen. Dagegen stand das eine der beiden verholzten Exemplare in voller Blüte.

Im unfertig verholzten Stengel ist die innere Bündelscheide meist noch nicht sicher differenzierbar. Die Perizykelscheide erscheint dagegen deutlich verholzt und sitzt dem Phloem halbmondförmig auf. Seitlich reicht sie bis über das Kambium hinaus, ohne dieses von den tiefer liegenden Geweben zu isolieren. Die Bündelquerschnitte gleichen in diesem Stadium auffallend denen aus der *Auricomus*-Gruppe. Im fertig verholzten Stengel bilden die Gefäßbündel zusammen mit den Markstrahlen einen einzigen verholzten Ring, der sich gegen die Außenrinde ebenso wie gegen das innere Mark abhebt. Der Querschnitt der Bündel ist meist elliptisch wie bei *R. breynius*, gelegentlich auch eiförmig, dann aber mit der Spitze nach außen, im Gegensatz zu *R. repens*. Die kräftig verholzten Faserscheiden umschließen die Gefäßbündel ringsum; das Vasalparenchym fällt als völlig unverholzte Gruppe auf. Vom Kambium führen zu beiden Seiten zwei schmale Durchlaßstreifen an der Grenze zwischen Perizykelscheide und innerer Faserscheide schräg zentripetal zu den Markstrahlen. Ähnliche Durchlaßzellen fanden wir bei *R. repens*. Bei *R. montanus* sind sie schmaler, mehr nach dem Stengelzentrum gerichtet und meist ziemlich stark verholzt.

Eine, besonders im Verlauf der Entwicklung etwas abweichende Bündelform fanden wir in Blattstielen von *R. montanus* und beschreiben sie im betreffenden Abschnitt. Bei der verhältnismäßig großen Variabilität der Spezies ist es denkbar, daß diese andere Bündelform auch im Stengel gelegentlich auftreten kann.

**Längsschnitt:** Im Xylem Tüpfelgefäße mit auffallend großen, kreisrunden bis ovalen, selten tropfenförmigen oder spaltförmigen Tüpfeln, deren größte Länge bis 5  $\mu$  beträgt (bei Spaltform größte Länge bis ca. 10  $\mu$ ). Die Tüpfeltracheiden zunächst dem Kambium weisen ähnliche Struktur auf, sind aber enger, und von Zeit zu Zeit finden sich an ihren Wänden größere, seitliche « Fenster » (Durchmesser ca. 13  $\mu$ ), durch welche sie seitlich miteinander kommunizieren. Solche Fenster konnten wir bei den bisher besprochenen Arten nicht beobachten. Sie sind auch bei *R. montanus* ziemlich selten.

Die größten, lateral gelegenen Gefäße haben Netzleistenstruktur, die übrigen sind Ring- und Spiralgefäße.

**Blütenstiel.** Querschnitt: Annähernd stielrund, mit nur leicht angedeuteten Furchen. Reichlich spitze, verholzte Haare. Außenrindenschicht schmal, scheinbar unregelmäßig verzogen. Zentralzylinder wie im Stengel.

**Blütenachse.** Längsschnitt: Auffallend langgestreckt. Zwischen die Region der Antheren und jene der Karpelle schiebt sich eine stielartige Zone, inner-



halb welcher keine Gefäßbündel zur Peripherie führen. Dagegen treten die Bündel, welche die Antheren versorgen, zunächst in die stielartige Zone ein und setzen sich ein Stück weit aufwärts fort, um dann in spitzem Winkel zu kehren und erst unterhalb des Stielchens an die Peripherie zu gelangen. Dieser Bündelverlauf ist in den meisten Fällen sehr deutlich ausgeprägt. In der Karpellregion der Blütenachse kommen reichlich spitze oder mehr keulenförmige, verholzte Haare vor, am häufigsten auf der Spitze des Blütenkegels. An den größten Bündeln finden sich im untern und mittleren Teil der Blütenachse noch verholzte Fasern. Die Bündel verlaufen in einigem Abstand von der Peripherie, lassen aber das Mark frei.

**Blattstiel.** Querschnitt: Umriß nierenförmig oder breit bandartig. Haare vorhanden. Die Bündelstruktur kann gleich sein wie im Stengel. Häufig tritt aber eine etwas andere Struktur auf. Die Perizykelfasern bilden schon früh zusammen mit den Tracheiden zunächst dem Kambium einen scheinbar einheitlichen, verholzten Ring um Kambium und Phloem. Diese Entwicklung tritt ein, noch bevor eine innere Faserscheide auf der Markseite des Bündels deutlich differenziert wird. Die Extreme einer solchen Bündelstruktur finden wir im Stengel von *R. Flammula* und *R. Thora*. Bei *R. montanus* handelt es sich mehr nur um eine Andeutung dieser Entwicklungsmöglichkeit. Doch können Bündelquerschnitte aus jungen Blattstielen sich ziemlich stark von den Bündelformen im Stengel der gleichen Pflanze unterscheiden. Bei fertig verholzten Bündeln sind die Unterschiede weniger groß. Diejenigen, welche die oben beschriebene Entwicklung durchgemacht haben, unterscheiden sich von den andern hauptsächlich durch das Fehlen von Durchlaßstreifen in der Bündelscheide. Die Elemente des Xylems sind später weniger stark verholzt und dünnwandiger als die des Perizykels, so daß in diesem Stadium nicht mehr beide zusammen als einheitlicher Ring wirken.

**Laubblatt.** Querschnitt: Ähnlich wie bei *R. repens*. Blattdicke bis ca. 285  $\mu$ .

**Flächenpräparat:** *Oberseite:* Epidermiszellen unregelmäßig geformt, mehr oder weniger wellig-buchtig, um die spitzen Haare hügelartig vorstehend wie bei *R. breyninus*.

Spitze Haare: ca. 24  $\mu$  breit, Wanddicke ca. 3  $\mu$ , Länge ca. 950  $\mu$ , am Blatt-  
rand kürzer. Keulenhaare: bis 36  $\mu$  breit und bis ca. 180  $\mu$  lang.

*Unterseite:* Epidermiszellen stark wellig-buchtig. Größe der Stomata 30  $\mu$ :  
42  $\mu$ . Spitze Haare ca. 1200  $\mu$  lang.

**Kelchblatt.** Häutiger Rand der Kelchblätter nicht breit. *Unterseite* stark behaart (spitze, verholzte Haare), *Oberseite* an der Basis mit einigen dünnwandigen Keulenhaaren. Schwache Andeutung einer Palisadenschicht auf der Außenseite (unten). Viele Gefäßbündel.

**Honigblatt.** Ähnlich wie *R. Steveni*, aber Honigschuppe sehr schmal und kurz, beinahe taschenartig; stärkehaltige Subepidermis stark geneigt, spitzer Winkel gegen Blattbasis geöffnet.

**Stamina.** Ähnlich wie bei *R. Steveni*, aber Bündelteilung nicht immer sichtbar.

**Pollen.** Ungefähr gleichviel Körner mit 3 oder 4 Keimfalten. Größe: (24)—  
33—45  $\mu$ .

**Frucht.** Fruchtwand glatt, unbehaart. Vereinzelte Haare nur an der Grenze zum Blütenboden. Äußere Epidermiszellen etwas nach außen vorgewölbt. Exokarp nur dünn, dafür die Faserschichten des Mesokarps stark entwickelt. 3 Rücken-  
nerven, aber die lateralen sehr klein. Kalziumoxalat vorhanden. Innere Epidermis des Integumentes sehr schön sichtbar, aus kleinzelligen Elementen bestehend, im Querschnitt mit vielen Stomata-Anlagen. Epidermis des Nuzellus deutlich. Endosperm auffallend groß. Samenanlage analog wie bei *R. Steveni*.

### Charakterisierung.

*R. montanus* ist unter allen, von uns untersuchten Vertretern derjenige mit den vielseitigsten Anlagen und den am wenigsten konstanten Merkmalen. Mit Vertretern der Gruppe *Chrysanthé* hat er gemeinsam die dünnwandigen Keulenhaare auf der Blattoberfläche, die stark geneigten Zellen der Subepidermis der Honigblätter, das sehr gut entwickelte Endosperm. Andere Merkmale weisen zur Gruppe *Auricomus*: die meist spät einsetzende Verholzung der Stengelorgane; gewisse Formen unfertig ausgebildeter Bündel; die kurze, beinahe taschenartige Schuppe der Honigblätter; die Mischkörnigkeit des Pollens; schwache Ausbildung der beiden lateralen Rückennerven in der Fruchtwand. Aber auch ein Merkmal, das bei den *Flammulae* und bei *R. Thora* seine extreme Entwicklung findet, ist bei *R. montanus* angedeutet, nämlich die Erscheinung, daß Perizykelfasern und jüngste Tracheiden einen kontinuierlichen Ring um das Phloem bilden. Das Auftreten von seitlichen « Fenstern » an den Tüpfelgefäßen ist ein weiteres Merkmal, das wir sonst bei *Chrysanthé* nicht beobachtet haben, wohl aber bei zahlreichen anderen Arten.

Typische Merkmale: Große, ovale, nicht zusammengesetzte Stärkekörner in der Wurzel (vgl. übrige Vertreter von *Chrysanthé*). Sehr weitgehende, aber zeitlich unregelmäßig und häufig spät einsetzende Verholzung der Stengelorgane. Geringe Weite der größten Gefäße. Im Längsschnitt Auftreten von « Fenstern » an den Tüpfelgefäßen (vgl. übrige Vertreter von *Chrysanthé*). Blütenstiel annähernd stielrund (vgl. *R. breyninus*). Spitze der Blütenachse behaart. Rückläufigkeit der Gefäßbündel, die zu den Antheren führen, in der stielartigen Zone der Blütenachse (vgl. *R. repens* und *R. bulbosus*). Auf der Blattoberfläche dünnwandige, sogenannte Keulenhaare (vgl. *Auricomi*).

### 6. *R. bulbosus* L.

Fundorte: Rumensee, Zollikon b. Zch., S. Abbondio, Tenero (Tessin); Herbar-exemplar aus dem Sihltal.

Ausdauernd, 15—50 cm hoch. Stengelgrund knollig verdickt, Wurzelfasern gleichmäßig dickfädlich, einzelne auffallend stärker verdickt. Stengel unterwärts abstehend, oberwärts anliegend behaart. Mittelabschnitt der Laubblätter gestielt oder keilförmig zusammengezogen, 3lappig oder 3teilig. Perianthblätter langhaarig, bei der geöffneten Blüte zurückgeschlagen. Honigblätter gelb, glänzend. Blütenachse behaart.

#### Wurzeln.

- a) Dünne Wurzeln: Hypodermis wenig differenziert. Im Parenchym sehr wenig Stärke. Endodermis teilweise verholzt, darunter liegende Zellschicht großlumig. Xylem nicht sternförmig, sondern mit verbreiterten Balken, wie *R. montanus*. Gefäße bis zu 75  $\mu$  weit.
- b) Verdickte Wurzeln: die meisten Zellen des Außenrindenparenchyms mit Stärke angefüllt. Viele runde Einzelkörner, daneben ungefähr gleich viele 2—3fach zusammengesetzte. Durchmesser etwa 12  $\mu$  für die einzelnen wie auch für die zusammengesetzten als Ganzes.

Triarche, tetrarche und pentarche Wurzeln kommen nebeneinander vor.

Abgesehen vom mehr oder weniger mit Stärke angefüllten Außenrindenparenchym gleichen die Wurzeln in der Struktur denjenigen der bisher besprochenen Arten.



*Rhizom. R. bulbosus* bildet zunächst ein Reserveorgan im Boden, das als knollige Stengelverdickung bezeichnet wird. Bei kräftigen Pflanzen entsteht aber daraus ein verzweigtes, knolliges Rhizom.

Auf der Epidermis finden sich spitze, verholzte Haare. In der Rindenschicht folgen zunächst etwa 5 kleinzellige, stärkearme Schichten, dann stärkereiches Rindenparenchym. Im oberen Teil der Knolle Gefäßbündel schon im Kreis angeordnet, wie im Stengel, und mit starker innerer und äußerer Faserscheide umgeben. Die Scheide am inneren Bündelrand stets in breiterem Bogen gespannt als die äußere.

Tiefer in der Knolle findet sich aber typische Rhizomstruktur. Größere Gruppen von Leitungselementen werden von einer oder mehreren verholzten Endodermissschichten umfaßt, besonders auf der Rindenseite, und zwar bis über die Flanken hinaus. Auf der Innenseite trifft man nur dort verholzte Fasergruppen, wo später Gefäßbündel abgeteilt werden. Stärkekörner wie in der Wurzel.

*Stengel. Querschnitt:* Umriß ungefähr stielrund, mit schwach angedeuteten Kanten und flachen Einbuchtungen. Kutikula mit enger, feiner Rillung. Spitze, verholzte Haare häufig. Außenrindenparenchym engzellig, führt viel Chlorophyll. In den äußeren Schichten Luftgänge.

*Zentralzylinder:* Die Gefäßbündel tragen hier eine schwach verholzte, etwa 6 Zellen starke Perizykelscheide. Durchmesser der Fasern bis ca. 18  $\mu$ . Ihr Lumen häufig durch eine diagonal gestellte Lamelle unterteilt, und zwar immer dort, wo zwei Faserenden übereinander gelegt sind. Das Phloem ist im Querschnitt rund und hat dieselbe Struktur wie bei *R. Steveni*. Kambium schmal. Die verschiedenen Elemente des Phloems und des Xylems werden frühzeitig differenziert, aber verhältnismäßig langsam fertig entwickelt. So sind auf der Phloem- wie auf der Xylemseite mehrere Reihen von Elementen zu finden, welche ihrer Form nach die spätere Bestimmung als Siebröhren oder Geleitzellen, resp. als Gefäße oder Tracheiden deutlich erkennen lassen. Sie sind aber noch fast ebenso zartwandig wie das Kambium selbst. Bau des Xylems ziemlich unregelmäßig. Doch finden sich auch hier die größten Gefäße lateral (Weite 33  $\mu$ ), die kleineren median angeordnet. Zwischen diesen zahlreiche kernhaltige, unverholzte Elemente eingestreut. Gegen das Mark hin folgt Vasalparenchym, dessen Zellwände etwas verquollen sind. Markstrahlen 5—10 Zellen breit, noch nicht oder schwach verholzt. Zellen des inneren Markes groß und häufig zerrissen.

*Längsschnitt:* Innerste Xylemelemente wie gewohnt Spiralgefäße, dann folgen Ringgefäße, beide mit breiten Leisten. Tüpfelgefäße selten, dagegen treten Zwischenformen zwischen Tüpfel- und Netzleistenstruktur auf. Im fertig verholzten Stengel zunächst dem Kambium Tracheiden. Im jungen Stadium zeichnet sich auf den noch unverholzten Wänden der unfertigen Xylemelemente wie ein Schatten die spätere Ring- oder Netzleistenstruktur ab. Mit Chlorzinkjod färben sie sich schmutzig-violett. Sie sind noch kernhaltig. Auch bei älteren Stengeln finden sich häufig noch solche unverholzte Elemente in den Xylemgruppen eingestreut.

*Blütenstiel. Querschnitt:* Umriß kantig, mit ungleich tiefen Furchen. Sehr viel spitze, verholzte Haare. Xylem ungleichmäßig verholzt. Struktur sonst wie im Stengel.

*Blütenachse. Längsschnitt:* Ziemlich lang und schlank, erinnert in der Form etwas an die von *R. montanus*. In der Region der Karpelle vereinzelt spitze, verholzte Haare. Die Gefäßbündel folgen im oberen Teil sehr eng der Peripherie der Blütenachse und lassen das lockere Mark frei (Unterschied gegenüber *R. montanus*).

*Blattstiel. Querschnitt:* Nierenförmig, mit tiefer Stielrinne. Behaart. Gefäßbündel mit dünnem, nur zwei Schichten umfassendem Faserbelag, der auch

hier noch fast unverholzt ist. Gefäßteil groß, von viel Vasalparenchym durchsetzt, nicht in 3 deutliche, radiale Zonen gegliedert.

**Laubblatt.** Querschnitt: Ähnlich wie *R. Steveni*. Unter der hohen Palisadenschicht noch eine zweite kürzere. Blattdicke bis ca. 340  $\mu$ , bei kleinwüchsigen Exemplaren weniger.

**Flächenpräparat:** *Oberseite:* Epidermiszellen ziemlich geradlinig-polygonal. Spitze Haare: 21  $\mu$  dick, ca. 1150  $\mu$  lang, Wanddicke 7  $\mu$ . Keulenhaare: sehr lang und schlauchförmig, oft gedreht. Über den Nerven fast ausschließlich solche schlauchförmige Haare. Breite 21  $\mu$ , Länge ca. 300  $\mu$ . *Unterseite:* Epidermiszellen wellig-buchtig, um die spitzen Haare hügelig vorgewölbt. Letztere sehr zahlreich, ca. 21  $\mu$  dick, Länge ca. 1200  $\mu$ . Größe der Stomata ca. 21 : 54  $\mu$ .

**Kelchblatt.** Unterseite behaart, Haar auf sehr großen Epidermishügeln, die selbst meist auch verholzt sind. Die Haare an der Insertionsstelle dem Blattgrund zugewandt und über der Basis in scharfem Winkel gegen die Blattspitze umgebogen. An der Basis auf der Oberseite dünnwandige, unverholzte Keulenhaare. Wie im allgemeinen Teil beschrieben, unterscheiden sich obere und untere Epidermis in der Zellgröße. Die Zellen der Unterseite sind im Querschnitt größer und höher, neigen aber zum Zusammenfallen. Mitte des Kelchblattes verhältnismäßig dick, die breiten Ränder ohne Mesophyll, nur aus 2 Zellschichten. Im Längsschnitt Mesophyll auf verschiedener Höhe sehr verschieden dick. Zuunterst an der Basis findet man etwa 7 Zellschichten zwischen den beiden Epidermen. Dann folgt eine rasche Abnahme bis auf nur 3 Schichten. Dieser Teil des Kelchblattes ist an etwas älteren Exemplaren fast durchsichtig. Danach nimmt das Mesophyll allmählich bis auf wieder ca. 7 Schichten zu, bis kurz vor der Spitze des Kelchblattes. Dort geht die Dicke wieder rasch zurück.

Es ist anzunehmen, daß in den dickeren Teilen des Mesophylls eine größere Gewebespannung herrscht als im dünnen Stück. Dieses zeigt, vielleicht als Folge der ungleichen Entwicklung, eine Tendenz zum Kollabieren der Zellen. Wenn man noch die ungleiche Beschaffenheit der obern und untern Epidermis in Betracht zieht, ist wohl die Eigenart des *R. bulbosus*, seine Kelchblätter nach dem Aufblühen umzulegen, hinreichend erklärt. Sie ist durch die ungleiche Spannung im Gewebe bedingt.

**Honigblatt.** Gelb, glänzend. Unterseite unbehaart, hie und da vielleicht mit vereinzelt Trichomen an der Basis. Honigschuppe ventral, freistehend. An ihr gelegentlich Wucherungen beobachtet.

Die Stärkeschicht des Honigblattes ist stark geneigt, mit geöffnetem spitzem Winkel gegen die Basis.

**Stamina.** Staubbeutel langgestreckt. Gefäßbündel wie bei *R. Steveni*.

**Pollen.** Körner mit 3 Keimfalten. Größe: 24—30  $\mu$ .

**Frucht.** Fruchtwand glatt, unbehaart. Nur an der Grenze zwischen Blütenachse und Fruchtbasis einige Trichome. 3 Rückenerven. Oxalat spärlich vorhanden. Faserschichten des Mesokarps und des Endokarps gut entwickelt. Integument gut ausgebildet, aus mindestens 4—5 Schichten bestehend. Samenanlage wie bei *R. Steveni*.

### Charakteristik.

*R. bulbosus* verholzt ziemlich spät, obwohl bedeutend früher als *R. montanus*. Seine Knolle kann sich morphologisch zum typischen Rhizom entwickeln und zeigt auch die entsprechende Anatomie. Die Holzeinlagerung ist auf Gefäße und schmale Bündelscheiden beschränkt. Im Xylem des Stengels fällt die ungleiche Entwicklung der Elemente auf, von denen einige nicht zu Gefäßen ausgebildet werden,



obwohl sie nach Form und Lage dazu bestimmt scheinen. Auch die lange unverholzt bleibende Tracheidengruppe zunächst dem Kambium ist im untersuchten Stadium ziemlich charakteristisch. Sie bildet einen unverholzten, dünnwandigen Hof im Bereich des Xylems.

**Typische Merkmale:** Dünne, unverholzte Haare auf der Blattoberseite sehr lang und schlauchförmig (bis ca. 300  $\mu$  lang) (vgl. übrige bisher beschriebene Vertreter von *Chrysanthé*). Blütenachse behaart, mit Gefäßbündeln, die in der Randschicht verlaufen (vgl. *R. montanus*). Beschaffenheit der Kelchblätter. Pollen mit 3 Keimfalten.

### Gruppencharakteristik der von uns untersuchten Vertreter von *Chrysanthé*.

Bedeutende Unterschiede im Grad und Zeitpunkt der Verholzung. Frühzeitig und kräftig verholzen *R. Steveni*, *R. acer*, *R. breyninus*; spät und zum Teil unregelmäßig *R. repens*, *R. montanus*, *R. bulbosus*.

Nach unseren Beobachtungen scheinen typisch zu sein: das Vorkommen dünnwandiger, unverholzter, sogenannter Keulenhaare von abgerundeter oder leicht zugespitzter Form auf der Oberseite der Laubblätter; tiefe Nervenrinnen auf der Blattoberseite. Stark geneigte, stärkehaltige Subepidermis der Honigblätter mit gegen die Blattbasis geöffnetem spitzem Winkel (vgl. Abb. 11); bei behaarter Blütenachse Beschränkung der Trichome auf die Karpellregion (vgl. Sekt. *Auricomus*, *Leucoranunculus* und *Graminifolius*). Großes, verhältnismäßig frühzeitig entwickeltes Endosperm. Fruchtwand nicht behaart (vgl. *Auricomi*).

### Sektion *Echinella* DC.

#### 7. *R. arvensis* L.

Fundorte: Rümlang (Kt. Zürich) und Pfäffikon (Schwyz).

Einjährig; 20—60 cm hoch. Stengel steif aufrecht, dünn, oberwärts verzweigt. Unterste Laubblätter verkehrt-eiförmig, obere langgestielt, meist doppelt dreizählig, mit lineal lanzettlichen, vereinzelt zahnigen Zipfeln. Honigblätter zitronengelb. Blütenachse behaart. Früchtchen groß, meist stachelig bewehrt, wenig zahlreich.

**Wurzel.** Epidermis kleinzellig, Hypodermis gut differenziert, Außenrindenparenchym großzellig, stärkearm, zum Teil zerrissen. An der ganz jungen Wurzel Endodermis unverholzt. Im Zentralzylinder diarche Form häufig. Es setzt frühzeitig sekundäres Dickenwachstum des Zentralzylinders ein, wodurch ein großer Holzkörper sich zum Teil auf Kosten des Außenrindenparenchyms entwickelt. Dieser Vorgang wurde im allgemeinen Abschnitt über die Wurzel beschrieben (vgl. Abb. 2).

**Wurzelstock.** Der Wurzelstock dieses einjährigen Vertreters hat in den Grundzügen dieselbe Struktur wie die Rhizome der mehrjährigen Arten (vgl. Abb. 5). Epidermis ohne Haare. Außenrindengewebe fast ohne Stärke. Zone der Bündel-elemente auffallend breit, radiär nur von sehr schmalen Markstrahlen unterbrochen, deren Zellen schwach verholzt sind. So entsteht ein scheinbar einheitlicher, zusammenhängender Holzring. Auf der Rindenseite einige schwach verholzte Schichten von Parenchymzellen. Darunter Phloem und Kambium, dann die außerordentlich großen Xylemgruppen, an deren Innenrand sich gewöhnlich keine sklerenchymatischen Elemente aus dem Parenchym des inneren Markes finden. Am Xylem selbst lassen sich zwei Teile unterscheiden: die Gefäßgruppe am inneren Rand

ist englumig und setzt sich aus Spiral- oder Ringgefäßen zusammen (Längsschnitt), während der größere, gegen das Kambium gelegene Teil des Xylems ausschließlich aus Tüpfelgefäßen besteht, die sekundär entstanden sind. Das Vorhandensein einer großen primären Xylemgruppe ist der Hauptunterschied gegenüber der Rhizomstruktur ausdauernder Arten. Dort finden sich nur wenige primäre Elemente zerstreut am Innenrand der Gefäßgruppen (vgl. Abb. 3 und 4).

*Stengel. Querschnitt:* Umriß stielrund. Epidermis und Hypodermis analog wie bei *R. Steveni*. Stomata vorhanden. Spitze, verholzte Haare am Stengel vereinzelt. Außenrinde zart, aerenchymatisch.

*Zentralzylinder:* die Gefäßbündel sehr ungleich groß, meist ein großes und ein kleines im Wechsel angeordnet. Form der Bündelquerschnitte auffallend breit, häufig sogar rund, während sonst ovale oder Eiformen die Regel sind. Perizykelfasern großlumig, in 5—8 Schichten dem Phloem aufgelagert. (Durchmesser bis 30  $\mu$ , meist aber ca. 15  $\mu$ ; Wanddicke bis 6  $\mu$ ). Phloem zart, klein, im Bau etwas unregelmäßig. Kambium aus ziemlich großzelligen Elementen. Xylem stets sehr deutlich in eine mediane und zwei laterale Zonen gegliedert. Im medianen Streifen finden sich zunächst dem Kambium einige Schichten von Tracheiden, die in ihrem Lumen ungefähr den Fasern des Perizykels entsprechen, während die Wanddicke meist etwas geringer ist. In manchen Bündeln schließen einwärts lückenlos weitere Gefäße an, deren Durchmesser allmählich zunimmt. Die beiden lateralen Zonen des Xylems enthalten nur wenige, unverhältnismäßig große und unförmige Gefäße (größte gemessene Weite 138  $\mu$ ). Ihnen verdanken die Bündel ihre breite Querschnittform. Manchmal scheint es zweifelhaft, ob diese größten Elemente zum Bündel gehören oder schon zu den Markstrahlen, weil die Faserscheide über den Flanken des Bündels oft nur einschichtig und häufig zersprengt und unregelmäßig ist. Die Fasern unterscheiden sich durch das kleinere Lumen von den zum Teil sehr großen, durchwegs verholzten Markstrahlzellen. Markstrahlen 2—5 Zellen breit. Am Innenrand des Gefäßbündels regelmäßig noch ein schmaler Streifen von zartem Vasalparenchym. Die innere Bündelscheide meist nur einschichtig und nicht sehr stark entwickelt. Das Mark zerrissen. Die größten Gefäßbündel weichen häufig etwas von der oben beschriebenen Struktur ab. Auf die mediane Schicht enger Tracheiden folgen nur wenige, manchmal einzeln verstreute, teilweise obliterierte Tracheen. Den ganzen verbleibenden Raum des mittleren Xylems nimmt zartwandiges, nicht verholztes Gewebe ein, worin Elemente von 15 bis zu 60  $\mu$  miteinander wechseln. Eine Analogie zu dieser Erscheinung haben wir in geringerem Maße schon bei *R. bulbosus* angetroffen.

Der junge Stengel von *R. arvensis* bietet im Querschnitt ein völlig anderes Bild. Die Faserscheiden sind noch unverholzt, ebenso die Markstrahlzellen. Das Kambium erscheint ungewöhnlich breit, da ein großer Teil der Xylemelemente schon angelegt, aber noch zartwandig ist. Dieselbe Beobachtung haben wir ebenfalls bei *R. bulbosus* gemacht. Die weitesten, seitlichen Gefäße von *R. arvensis* sind verhältnismäßig früh vorgebildet, aber oft schwer kenntlich, weil auch die Faserscheide noch unverholzt ist und die Grenze zwischen Bündel und Markstrahl nicht deutlich bezeichnet. Zellen des inneren Markes noch intakt.

*Längsschnitt:* Zellkerne des Phloems und Kambiums ziemlich dick und kürzer als bei andern Arten, meist spindelförmig, entsprechend dem Lumen der Elemente, welche bei *R. arvensis* in diesen Geweben weiter sind als bei andern Spezies. (Länge der Kerne bis zu 30  $\mu$ ; bei *R. Steveni* und andern bis zirka 48  $\mu$ ). In der medianen Zone des Xylems in der Nähe des Kambiums Tüpfeltracheiden, weiter einwärts Ring- und Spiralgefäße. Die weitesten seitlichen Tracheen haben Ring- oder Netzleistenstruktur. An den Tüpfeltracheiden finden sich große seitliche Öffnungen von rundem oder ovalem Umriß. (Weite zirka 15  $\mu$ .) Durch diese Fenster stehen sie untereinander in Verbindung (vgl. *R. montanus*).



Am jungen Stengel findet man im Längsschnitt hauptsächlich Ringgefäße in allen möglichen Entwicklungsstadien. Die späteren Tüpfelgefäße und Tracheiden können noch nicht vom Kambium unterschieden werden.

*Blütenstiel.* Querschnitt: Umriß rund. Spitze, verholzte Haare nicht selten. Außenrindenparenchym sehr zart, von Lufthöhlen durchsetzt. Die Gefäßbündel sehen denen im Stengel ähnlich, nur daß die Gefäße nicht mehr so große Durchmesser erreichen. Markstrahlen verholzt.

*Blütenachse.* Längsschnitt: Blütenachse auffallend kurz. Die Perizykel-fasern enden mit dem Blütenstiel. Trotzdem weist die Blütenachse außergewöhnlich viel faserähnliche Elemente auf. Es sind die sehr zahlreichen Tüpfeltracheiden, welche im Bündel direkt einwärts auf das Kambium folgen und in der Wand seitlich oft die beim Stengel beschriebenen runden Fenster aufweisen. Randschichten der Blütenachse sehr zartwandig und oft verletzt. Der oberste Teil trägt lange, spitze, verholzte Haare mit schmaler Basis.

*Blattstiel.* Querschnitt: Nierenförmig oder unregelmäßig dreieckig, dann mit einer konkaven und zwei konvexen Seiten. Spitze, verholzte Haare vorhanden. Gefäßbündel unregelmäßig verteilt, das größte gegenüber der Stielrinne oder der konkaven Seite. Invertierte Bündel kommen nicht vor, sondern höchstens rechtwinklig zum Hauptbündel gestellte. Bündelquerschnitte wenig typisch, obwohl sie in ihrer Anlage von denen des Stengels nicht grundsätzlich abweichen.

*Laubblatt.* Querschnitt: Obere und untere Epidermis ungefähr gleich, ziemlich flachzellig. Haare kommen vor. Eine lockere Schicht schlanker Palisadenzellen auf der Blattoberseite. Auf der Blattunterseite ebenfalls eine Palisadenschicht angedeutet. Beide werden über den Nerven nicht, oder höchstens über dem Mittelnerven unterbrochen. Die Gefäßbündel liegen tief im Blatt, und die größten wölben die Unterseite schwach vor. Schwammgewebe locker. Oxalat reichlich vorhanden. Blattdicke 230—345  $\mu$ .

*Flächenpräparat:* Oberseite: Epidermiszellen nicht wellig-buchtig, etwas in der Längsrichtung gestreckt. Spitze, verholzte Haare nicht zahlreich. Dicke zirka 21  $\mu$ , Wanddicke 4  $\mu$ , Länge 500—1000  $\mu$ . Keulenhaare: es kommen Haare mit verdickten Wänden vor, die im Umriß den Keulenhaaren der Vertreter von *Chrysanth*e ähnlich sehen. Sie sind ca. 30  $\mu$  breit, nur ca. 220  $\mu$  lang und stumpf. Mit Thionin konnte auch an ganz jungen Blättern in den Haaren nirgends ein Zellinhalt angefärbt werden. Unterseite: Epidermiszellen wellig-buchtig, etwas in der Längsrichtung gestreckt. Stomata 42  $\mu$ :63  $\mu$ . Spitze Haare: 24  $\mu$  dick, ca. 1200  $\mu$  lang.

*Kelchblatt.* Untere Epidermis stark zusammengedrückt, behaart. Zwillings-trichome häufig. Nerven unterseits stark vorstehend. Oberseits an der Basis einige typische dünnwandige Keulenhaare mit färbbarem Zellinhalt. Im übrigen wie bei *R. Steveni*.

*Honigblatt.* Gelb, Oberseite glänzend. An der Basis einige keulenförmige Haare. Am ganzen Rand des Honigblattes kurze, spitze Haare inseriert. Die ventrale Honigschuppe an der Basis breiter als das Honigblatt. Sie rollt sich seitlich ein, und ihre Ränder vereinigen sich schließlich so, daß an der Spitze ein aufwärts gerichteter Sporn entsteht. Die subepidermale Stärkeschicht schwach geneigt, mit dem geöffneten spitzen Winkel gegen die Blattspitze gewandt.

*Stamina.* Staubbeutel lang und schlank. Keine wesentliche Gefäßvermehrung im Konnektiv.

*Pollen.* Pollenkörner mit mehr als 30 Keimporen und warzig-stacheliger Exine. Jede Keimpore trägt auch 2—4 Stacheln. Größe: (36)—45—48  $\mu$ .

*Frucht.* Frucht flach, mit kegelförmigen, spitzen Höckern auf beiden Seiten. Die dorsale und ventrale Kante glatt. Auf der Spitze jedes Höckers ein spitzes,

einzelliges, verholztes Haar inseriert, das krallenförmig ausgebildet ist. Die Größe kann ziemlich stark variieren. An einem fertig entwickelten Haar beträgt sie etwa:  $210\ \mu$  Länge,  $45\ \mu$  Breite an der Basis und bis zu  $12\ \mu$  Wanddicke in der Nähe der Spitze. Der untere Teil des Haares ist dünnwandiger. Die Epidermiszellen der äußeren Fruchtwand können glatt sein, doch fanden wir auch Exemplare mit papillös entwickelter Oberhaut. Das Exokarp enthält frühzeitig gestreckte, verholzte, parenchymatische Elemente, die in verschiedener Richtung verlaufen können und sich mit den längsgerichteten Fasern des Mesokarps häufig kreuzen. Die Nerven durchziehen das Karpell netzartig und in großer Zahl. In jeden Höcker der Frucht zweigen ein oder mehrere Gefäßbündel ab, die sich dann so aufteilen, daß ein vollständiger Zentralzylinder entsteht, wie man ihn z. B. im Blütenstiel finden kann. Auch eine typische Rindenschicht mit Chlorophyll und vielen Interzellularen ist vorhanden. Sie unterscheidet sich in charakteristischer Weise vom Markgewebe, welches meist verholzt.

Die einzelnen Gefäßbündel der kleinen Zentralzylinder begegnen sich in der Spitze des Höckers und vereinigen sich wieder, ähnlich wie in den Zähnen der Laubblätter. Wasserspalten wurden nicht beobachtet. Kalziumoxalat ist im Exokarp vorhanden und kommt in Form kleiner Drusen gelegentlich auch als Einschluß in den Haarbasen vor. Die längsgerichtete Faserschicht im Mesokarp umfaßt nur wenige Zellagen, ist aber gut entwickelt. Auch die transversalen Fasern des Endokarps sind kräftig ausgebildet. Die innere Fruchtwand erscheint nicht ganz glatt; sie weist unter den größeren Höckern überall eine kleine konkave Einbuchtung auf. Auch die Form der Samenanlage wird dadurch etwas beeinflußt. Die Schichten des Integumentes werden unterhalb der Fruchtwandhöcker deutlich sichtbar, ebenso im Querschnitt gegenüber der dorsalen Fruchtkante. Die Epidermis des Nuzellus besteht stellenweise aus radiär stark gestreckten Zellen (Medianschnitt). Die Samenanlage fanden wir nicht sehr weit entwickelt vor. Das Nuzellusgewebe war teilweise erhalten, und das Endosperm wies in der Mitte noch einen kleinen Hohlraum auf.

### Charakteristik.

*R. arvensis* weist einige Besonderheiten auf, die auch bei *R. sceleratus* wiederkehren und vielleicht damit zusammenhängen, daß die beiden ziemlich großwüchsigen einjährigen Arten ein sehr rasches Wachstum durchmachen. Bei *R. arvensis* mögen die großen primären Xylemgruppen im Wurzelstock, die sehr schmalen Markstrahlen und wohl auch das sekundäre Dickenwachstum der Wurzeln damit in Beziehung stehen. Im Stengel scheinen die breiten Gefäßbündel mit dem gesprengten Faserring, die Anlage zahlreicher Xylemelemente, von denen dann doch nur ein Teil zu Gefäßen entwickelt wird, sowie die ungewöhnliche Weite der seitlichen Gefäße ebenfalls mit dem raschen Wachstum zusammenzuhängen. Es ist anzunehmen, daß ein Teil dieser Merkmale primäre Artanlagen sind, während einige von ihnen sekundär durch die Wachstumsbedürfnisse bedingt werden. Die Tendenz zur Verholzung ist bei *R. arvensis* recht groß und ergreift fast alle Gewebe, doch setzt sie nicht sehr früh ein.

Typische Merkmale sind: Im Stengel breite Querschnittform der Bündel; gesprengter, oft undeutlich markierter Faserring; große Weite der seitlichen Gefäße (bis  $138\ \mu$ ); nur teilweise Verholzung der vorhandenen Gefäßanlagen in den größeren Bündeln; in jüngeren Stengeln breite, noch unverholzte Zone der zunächst dem Kambium gelegenen Xylemelemente. Blütenachse kurz, in der Karpellregion behaart; ihre Gefäßbündel mit sehr zahlreichen Tracheiden, deren



Wände häufig von Fenstern durchbrochen sind. Am Blatt Vorkommen dickwandiger, keulenförmiger Haare ohne Zellinhalt (vgl. *Chrysanthé*). Am Honigblatt Vorkommen spitzer, krallenförmiger Haare am ganzen Rand und von keulenförmigen dünnwandigen Haaren mit Zellinhalt an der Honigblattbasis. Schwach geneigte, subepidermale Stärkeschicht (vgl. *Chrysanthé*). Pollentyp<sup>1</sup> III, Korngröße bis 48  $\mu$ . Struktur und Behaarung der Fruchtwand. *R. arvensis* weist an verschiedenen Organen typisch ausgeprägte Merkmale auf, die wir sonst nirgends gefunden haben. Er hat mit den Vertretern von *Chrysanthé* ein charakteristisches Merkmal gemeinsam, nämlich die Keulenhaare. Doch haben sie bei *R. arvensis* nur an der Basis der Kelchblätter und der Honigblätter das typische Aussehen. Auf den Laubblättern sind sie dickwandig und inhaltsleer. Analogien finden sich noch zu *R. bulbosus*, was die Verholzungsvorgänge im Xylem betrifft, doch kann es sich hier um zufällige Parallelen handeln.

## Sektion *Flammula* Webb.

### 8. *R. Flammula* L.

Fundorte: Glattbrugg, Mettmenhaslisee (bei Zürich), Villa ob Sonvico.

Ausdauernd, 15—70 cm hoch. Wurzeln dünn, faserig. Stengel ohne Ausläufer, nicht oder nur aus den untersten Gelenken wurzelnd. Untere Laubblätter lang gestielt, eiförmig, mehr oder weniger stark gezähnt; obere lanzettlich oder lineal-lanzettlich, ihre Öhrchen bewimpert. Fruchtschnabel sehr klein (kaum  $\frac{1}{4}$  mm lang), gerade.

*Wurzel*. Epidermis und Hypodermis aus starkwandigen Zellen. Darunter 2—3 Zellreihen des Außenrindenparenchyms unversehrt, die tiefer liegenden Schichten jedoch zerrissen bis auf dünne, radiäre Zellstreifen. Darin ziemlich viel Stärke, meist zusammengesetzte Körner von ca. 12  $\mu$  Durchmesser. Endodermis großzellig, nicht stark verholzt. Darunterliegende Schicht ebenfalls großzellig. Weite der größten Gefäße bis ca. 33  $\mu$ .

*Rhizom*. Epidermis mit wenig Haaren. Endodermis im Rhizom meist verholzt, doch treten sonst keine größeren Komplexe verholzter Zellen auf. Die Leitungselemente sind in verhältnismäßig kleine Gruppen zusammengefaßt, was viele Anastomosen bedingt. Die Wurzeln haben schon innerhalb des Rhizoms ein stark zerrissenes Rindengewebe. Wenig Stärke gefunden, zum Teil sehr feinkörnig.

*Stengel*. Querschnitt: Umriß furchig bis fast rund. Epidermis und besonders Hypodermis auffallend großzellig, letztere großzelliger als die anschließenden Elemente der Außenrinde. Keine Haare. Kutikula grob wellig, fast überall von einer scholligen Schicht überdeckt, soweit der Stengel der Pflanze im Wasser steht. (Algen oder Bakterien, die einen schleimigen Überzug bilden.) Außenrinde aus lockerem, unregelmäßigem Aerenchym, welches über den Markstrahlen oft auf größere Strecken zerrissen ist und stark verzogene, etwas zusammengefallene Zellen aufweist. Die Gefäßbündel sind unter sich etwa gleich groß und liegen ziemlich tief, das heißt mit kleinem Radius im Kreis verteilt, in den untersten, wurzelnden Stengelabschnitten etwas tiefer als im oberen, aufrechten Stengelteil. Zwischen ihnen und der Stengelperipherie bildet eine Brücke von intaktem Außenrindenparenchym die Verbindung. Bündelquerschnitt oval. Die Faserscheide hat häufig eine eigentümliche, charakteristische Form (vgl. Abb. 10). (Größerer Durchmesser der Fasern bis ca. 15  $\mu$ , Wanddicke bis ca. 4  $\mu$ .) Der Perizykel legt sich in 2—4 Zellen tiefer Schicht von außen um das Phloem und schließt unmittelbar an eine gleich tiefe und ebenso stark verholzte Schicht von Xylemelementen an. So

<sup>1</sup> Vgl. *Der Pollen*, S. 434.

entsteht ein gleichmäßiger Ring aus Perizykelfasern und Fasertracheiden, der das ganze Phloem einschließt (vgl. Längsschnitt). Struktur des Phloems meist sehr unregelmäßig, Wände der Siebröhren ungewöhnlich derb. Vom Kambium häufig nur eine einzige Schicht, oft auch nur einige Zellen erkennbar, welche manchmal eine Bresche im Bogen der Fasertracheiden bilden. Das Kambium degeneriert und verholzt nach Abschluß des Bündelwachstums selbst zu solchen engen, faserähnlichen Elementen, welche offenbar auch eher die Funktion von Fasern als jene von Leitungsbahnen haben. Im Xylem schließen sich einige Tracheiden derselben Größe, aber mit dünneren Wänden an. Weiter einwärts können gelegentlich drei radiale Zonen unterschieden werden, wobei aber die mittlere, mit den engeren Elementen (bis ca. 30  $\mu$  Weite) meist nur aus einer Reihe besteht und entweder unverholzt geblieben ist, oder sich aus Tracheiden zusammensetzt, deren Siebplatten von Zeit zu Zeit im Querschnitt sichtbar werden. Die Weite der größten seitlichen Gefäße beträgt bis ca. 60  $\mu$ . Auch solche großen Elemente können manchmal am Innenrand des Bündels unverholzt bleiben. Darauf folgt die Gruppe von Vasalparenchym und dann meist eine einzige Schicht verholzter Faserelemente, welche hier als Endodermis angesprochen werden kann. Ihre Radiärwände sind oft deutlich verdickt.

Die oben beschriebene Bündelform ist für *R. Flammula* charakteristisch. Doch findet sie ihre typische Ausbildung hauptsächlich im mittleren, aufrechten Stengelteil, während in den wurzelnden, häufig niederliegenden untersten Stengelabschnitten eine etwas andere Struktur auftreten kann. Im Faserring um das Phloem finden sich dort manchmal auf einer oder auf beiden Seiten des Kambiums dünnwandige Durchlaßzellen. Gelegentlich kommt dieser Ring überhaupt nicht deutlich zur Entwicklung, dafür setzt sich der Perizykel in einer stärker ausgebildeten, mehrschichtigen Faserscheide auf der Markseite des Bündels fort. So entsteht dann eine normale Bündelscheide, wie wir sie bei den meisten *R.*-Arten finden. In den 12—17 Zellen breiten Markstrahlen verbinden Streifen wenig zerrissenen, aber teilweise zusammengefallenen oder verzogenen Parenchyms die Gefäßbündel miteinander. Sie verholzen im Lauf der Vegetationsperiode. Das innere Mark ist stark zerrissen, der Stengel hohl.

**Längsschnitt:** Im Perizykel enthalten häufig auch stark verholzte Fasern noch einen scheinbar normalen Kern. Die Faserelemente sind sehr feingetüpfelt, aber reichlich. Auch die faserartigen Tracheiden, welche mit dem Perizykel zusammen einen Ring um das Phloem bilden, besitzen noch lange Zeit Kerne und eine gleichartige, vielleicht etwas gröbere Tüpfelung. Der Längsschnitt bestätigt die Vermutung, daß es sich um Elemente handelt, die morphologisch als Fasern aufgefaßt werden können. Dann erst schließen wirkliche Tüpfeltracheiden an mit größeren, runden Tüpfeln und seitlichen Fenstern (ca. 10  $\mu$  weit) in den Wänden, wie wir sie bei *R. montanus* und *R. arvensis* angetroffen haben. Darauf folgen Tracheiden mit sehr weitem Lumen (im Querschnitt ca. 30  $\mu$ ) und wenige Ring- oder Netzleistengefäße. Spiralgefäße sind selten, Tüpfeltracheiden- und Gefäße am zahlreichsten.

Die den Bündeln benachbarten Markzellen sind etwas kürzer und breiter als die übrigen und enthalten viel Stärke.

**Blütenstiel. Querschnitt:** Umriß etwas unregelmäßig. Wenige verholzte, spitze Haare. Querschnitt der Bündel ähnlich wie im Stengel, Perizykel schon kräftig verholzt, ebenso ein Teil der Fasertracheiden zunächst dem Kambium. Dagegen erscheint die innere Bündelscheide gegen das Mark hin meist noch unverholzt. Markstrahlen 5—8 Zellen breit (vgl. Stengel).

**Blütenachse. Längsschnitt:** Auf dem rundlichen Blütenkegel keine Haare. Verholzte Fasern im unteren Teil der Blütenachse häufig. Die Bündel verlaufen nahe der Randschicht, das Mark ist schwammig, locker.



**Blattstiel.** Querschnitt: Von langstieligem, tiefständigem Blatt Stielumriß schildförmig mit abgerundeten Kanten. Ausbildung der Bündel nicht sehr typisch. Ventrale Seite ohne Bündel. Außenrindenparenchym und Mark zerrissen.

Von kurzgestieltem, hochständigem Blatt Stielumriß ungefähr gleichseitig dreieckig mit etwas konkaver ventraler Seite. Spitze, verholzte Haare kommen vor. Auch hier Bündelstruktur oft untypisch. Ventrale Seite bündellos.

**Laubblatt.** Querschnitt: Obere und untere Epidermis in bezug auf Zellgröße nicht sehr verschieden. Oberseits eine Palisadenreihe, stellenweise eine zweite angedeutet. Sie unterbrechen sich über den Bündeln nicht. Nerven auf der Unterseite flach vorstehend, oberseits keine Nervenrinnen. Faserscheiden der Bündel kräftig verholzt, aber schmal. Blattdicke ca. 230—285  $\mu$ .

**Flächenpräparat:** *Oberseite:* Epidermiszellen geradlinig gestreckt. Spitze, verholzte Haare, spießförmig, 24  $\mu$  dick, Wanddicke 6—7  $\mu$ , Länge bis ca. 475  $\mu$ . Keulenhaare keine gefunden. *Unterseite:* Epidermiszellen schwach wellig-buchtig. Haare wie auf der Oberseite, an verschiedenen Exemplaren sehr verschiedenen zahlreich. Größe der Stomata 33 : 60  $\mu$ .

**Kelchblatt.** Untere Epidermis großzelliger als obere. Beide Seiten unbehaart. An Rändern und Spitze nur 2 Zellschichten, die sich abwärts rollen.

**Honigblatt.** Gelb, Oberseite glänzend. Unterseite kahl. Ventrale Honigtasche mit kurzem Auswuchs vorhanden. Subepidermale Stärkeschicht aus länglichen Zellen, ohne Neigung.

**Stamina.** Staubbeutel ziemlich kurz. Im Konnektiv keine wesentliche Vermehrung der Bündelelemente.

**Pollen.** Pollen mit 3 Keimfalten. Größe : 21—30  $\mu$ .

**Frucht.** Fruchtwand unbehaart, ziemlich glatt. 3 Rückennerven, den Fasern des Mesokarps sehr eng anliegend. Prismatische, schön ausgebildete Oxalatkristalle kommen vor (6 : 18  $\mu$ ). Innere Epidermis des Integumentes deutlich. Endosperm gut entwickelt. Die Samenanlage läßt in der Fruchthöhle noch ziemlich viel freien Raum, der vielleicht die Bedeutung einer Luftreserve hat.

### Charakteristik.

*R. Flammula* zeichnet sich aus durch einige Merkmale, die bei andern unter Wasser austreibenden Hahnenfüßen mehr oder weniger ausgeprägt wiederkehren. Im Rhizom herrschen kleine Gruppen von Bündelelementen vor, die häufig anastomosieren. Ein Ring von Leitungselementen kommt, auch nicht annähernd, zur Ausbildung. Verholzung außerhalb des Xylems auf wenige Elemente beschränkt. Im Stengel tiefliegende Gefäßbündel, deshalb breite Außenrindenschicht. Außerordentlich große Interzellularen (Luftgänge), besonders in den Markstrahlen, und teilweise kollabierende Markstrahlzellen.

Die Verholzungstendenz ist bei *R. Flammula* im Stengel stark.

**Typische Merkmale:** Im Stengel Ausbildung eines starken Faserrings um Phloem und Kambium, während gleichzeitig die innere Bündelscheide gegen das Mark hin nur wenig verholzt. Im Xylem Auftreten von Tracheiden, die bis zu 30  $\mu$  weit sind und deren getüpfelte Querwände oft im Querschnitt sichtbar werden.

Ungleiche, oft sehr breite Markstrahlen. Blütenachse unbehaart.

### 9. *R. Lingua* L.

Fundort : Glattdrugg.

Ausdauernd, 50—130 cm hoch. Röhriger Wurzelstock. Stengel kräftig, Ausläufer treibend. Submerse Blätter löffelförmig, Stengelblätter verlängert, lanzett-

lich oder breit-lanzettlich, zugespitzt, ganzrandig oder schwachzählig. Honigblätter gelb, oberseits glänzend, bis 2 cm lang. Früchtchen zusammengedrückt, Schnabel breit.

*Wurzel.* Viele Wurzelhaare. Nur Epidermis und Hypodermis aus starkwandigen Zellen, Außenrindenparenchym sehr stark zerrissen, bis auf dünne radiäre Zellstreifen. Fast keine Stärke. Endodermis großzellig, wenig verholzt. Auch die darunterliegende Zellschicht großzellig. Zentralzylinder klein. Größte Gefäße bis zu  $30\ \mu$  weit.

*Wurzelstock.* *R. Lingua* hat kein eigentliches Rhizom, sondern einen röhrigen Wurzelstock, an dessen Internodien sich Wurzelkränze entwickeln. Die Struktur wird bei den Stengelorganen beschrieben, da sie derjenigen eines chlorophyllfreien Ausläufers entspricht. Es kommen runde oder zusammengesetzte Stärkekörner vor, von  $12\text{--}15\ \mu$  Größe.

*Stengel.* Querschnitt: Umriß stielrund. Keine Haare. Epidermiszellen groß, dickwandig, Kutikula glatt. Hypodermis nicht differenziert. Aerenchymatisches Außenrindengewebe verhältnismäßig breit. Gefäßbündel sehr zahlreich (40 bis 50) und sehr verschieden groß, ihr Querschnitt länglich-oval, Xylem meist etwas breiter als Perizykel. Großlumige, verholzte Perizykelfasern, 3—5 Zellen stark (Durchmesser ca.  $27\ \mu$ , Wanddicke ca.  $5\ \mu$ ). Phloem etwas unregelmäßig. Sichelförmig anschließend das ziemlich schmale Kambium. Xylem wie gewöhnlich in drei radiale Zonen geteilt, wobei die mittlere mit den engsten Gefäßen, der Schmalheit der Bündel entsprechend, nur 1—2 Reihen von Elementen umfaßt. Zunächst dem Kambium treten in der ganzen Breite enge Tracheiden auf, während die größten Gefäße (Weite bis ca.  $66\ \mu$ ) einwärts anschließend die lateralen Zonen des Bündels bilden. Zuweilen finden sich in der Nähe des inneren Bündelrandes sehr weitlumige Elemente, die unverholzt geblieben sind, obwohl sie nach Lage und Form zu Gefäßen vorbestimmt scheinen. Am Innenrand der Bündel findet sich eine, meist schmale Gruppe von engem Vasalparenchym. Dann folgt die markseitige Faserscheide, welche sich in 1—2 Reihen verholzter, tangential zum Bündel gestreckter Fasern über die Markseite desselben erstreckt. Auf der Höhe des Kambiums zu beiden Seiten Durchlaßzellen, ähnlich wie bei *R. repens*. An den größeren Bündeln sind Phloem und Perizykel zusammen nur  $\frac{1}{2}\text{--}\frac{2}{3}$  so breit wie die Xylemgruppe. Markstrahlen 2—8 Zellen breit, verholzen allmählich. Inneres Mark bis auf einen zartwandigen, großlumigen Zellstreifen zerrissen.

Längsschnitt: Breite Außenrinde und verhältnismäßig geringe Abstände der Gefäßbündel voneinander fallen ebenso auf wie im Querschnitt. Unter den Tüpfeltracheiden im jüngsten Xylem solche mit schlitzförmigen, quergestellten Öffnungen. Es finden sich Übergänge bis zu Treppentracheiden; diese Struktur haben wir bei keiner andern *R.*-Art in typischer Form gefunden. Die engen, getüpfelten Tracheiden besitzen oft seitlich ca.  $18\ \mu$  weite Fenster in der Wand. Einwärts folgen im Xylem weite Netzleisten und Ringgefäße. Spiralgefäße sind auch am Innenrand der Bündel auffallend wenig vertreten.

*Ausläufer.* Aus dem Schlamm, weiß, ganz ohne Chlorophyll.

Querschnitt: Umriß oval. Epidermis auffallend dickwandig, ohne Stomata. Keine Haare. Hypodermis verschieden von derjenigen des Stengels: Zellen stark tangential gestreckt und seitlich miteinander verzapft. Außenrindenparenchym locker und weitmaschig, von eigenartiger Struktur. Die Interzellularen nehmen einen mehrfach größeren Raum in Anspruch als die meist etwas kollabierten, an sich schon kleineren Parenchymzellen. Ihre Form ist schmal, bandartig oder dreispitzig winklig, und an ihren Längswänden verlaufen regelmäßig verteilte Falten, längs denen sich die inhaltarmen Zellen mehr oder weniger zusammenlegen. Im frischen Präparat behalten sie immer noch ein gewisses Lumen.



Dagegen waren sie in den Paraffinpräparaten z. T. vollständig zusammengefaltet und überhaupt nur an den Stellen als Zellen erkennbar, wo Stärkekörner oder anderer Zellinhalt eingeschlossen war. Stärke kommt reichlich vor, doch ist sie fast ausschließlich in der Randzone der Außenrinde, in den Verbindungsstreifen zwischen dieser und den Gefäßbündeln, und in schmalen Zellstreifen zwischen den Bündeln unter sich verteilt. Die Gefäßbündel selbst werden von einer prall mit Stärke gefüllten Zellscheide umgeben. Die Stärkekörner sind etwas größer als bei andern Vertretern der Gattung ( $12-15\ \mu$ ), entweder einfach und rund, mit rundem Kern, oder häufiger zweiteilig. Sie sind weniger oft auch zu 3 und mehreren zusammengesetzt, alle Teilkörner mit einem Kern.

Perizykelscheiden nur etwa 2—3 Zellen stark und weniger verholzt als am Stengel. Phloem klein, mit ziemlich weitleumigen Elementen; das Kambium schmal; das Xylem bedeutend kleiner als im Stengel. Innere Bündelscheide noch unverholzt, ebenso die Markstrahlzellen, welche, wie schon erwähnt, mit Stärke gefüllte Brücken von einem Bündel zum andern bilden. Das innere Mark zerrissen (vgl. Abb. 12).

**Längsschnitt:** Im Bündel hauptsächlich Ring- und Netzleistengefäße, wenig Tüpfelgefäße und -tracheiden. Faserscheiden schwach verholzt. Markstrahl- und Markzellen bis ca.  $330\ \mu$  lang, mit nur etwa  $30\ \mu$  weit offenem Lumen, da etwas kollabiert. Die Zellen der Stärkescheiden nur ca.  $100\ \mu$  lang; ihr Lumen kollabiert nicht, auch dort nicht, wo sie wenig Stärke enthalten.

**Blütenstiel. Querschnitt:** Umriß schwach furchig; spitze, verholzte Haare häufig. Im übrigen wie der Stengel, aber Verholzung etwas weniger weit fortgeschritten.

**Blütenachse. Längsschnitt:** Die Faserelemente endigen mit dem Blütenstiel. Auf der Blütenachse keine Haare. Im Xylem der Bündel kommen alle Gefäßformen vor wie im Stengel. Die Nerven verlaufen nicht sehr weit vom Rand entfernt und lassen das schwammige Mark frei. Zur Zeit der Fruchtreife schrumpft die Blütenachse von *R. Lingua* um  $\frac{2}{3}$  ihres frühern Durchmessers zusammen.

**Blattstiel. a)** von submersen Blatt.

**Querschnitt:** Umriß stielrund. Spitze, einzellige Haare spärlich, auch an der Basis meist unverholzt. Stomata vorhanden, aber wenige. Epidermiszellen in radialer Richtung etwas gestreckt; Hypodermiszellen tangential verzogen wie im Ausläufer. Chlorophyll in der Außenrindenschicht. Im übrigen entspricht die Anatomie des submersen Blattstieles weitgehend derjenigen des Ausläufers. Den wesentlichsten Unterschied bildet die exzentrische Markhöhle, welche gegen die ventrale Stielseite verschoben ist. Diese letztere besteht nur aus einem schmalen Stréifen von Parenchym und führt keine Gefäßbündel.

**b)** von mittelständigem Stengelblatt.

**Querschnitt:** Umriß schildförmig, mit spitzen seitlichen und abgerundeter dorsaler Kante. Haare spitz, verholzt, selten. Epidermis, Hypodermis und Außenrindenparenchym wie im Stengel, ebenso die Bündelstruktur. Verholzung gelegentlich etwas weiter vorgeschritten. Die zahlreichen, sehr verschieden großen Nerven sind im dorsalen Bogen des Stieles verteilt. Sie wechseln in der Größe miteinander ab, doch so, daß das größte Bündel sich in der dorsalen Kante befindet und die kleinsten an den Enden der Reihe in den äußersten lateralen Kanten, ohne Inversion. Die ventrale, mehrere Millimeter breite Stielseite führt keine Gefäßbündel.

**Laubblatt. a)** submerses Blatt.

**Querschnitt:** Eine deutliche Palisadenschicht fehlt; sonst ist die Struktur sehr ähnlich wie in den Stengelblättern, nur sind alle Gewebe lockerer. Oxalat ist vorhanden. Blattdicke von ca.  $320\ \mu$  bis  $345\ \mu$ .

**Flächenpräparat:** *Oberseite:* Epidermiszellen stark wellig-buchtig. Stomata vorhanden. Größe ca. 36—60  $\mu$ . Haare fehlen. *Unterseite:* Epidermiszellen stark wellig-buchtig. Stomata vorhanden, Haare fehlen. Sproßförmig wachsende Zellen einer Chaetophoraceen-Art kommen auf beiden Blattseiten vor. Wo sie nur ein Glied umfassen, gleichen sie der äußern Form nach den Keulenhaaren, die bei der Gruppe *Chrysanth*e vorkommen, doch ist der Zellinhalt von jenen verschieden. Er füllt die Zellen aus und färbt sich mit Thionin gleichmäßig dunkelviolett. Das unterste Glied der Zellketten sitzt mit einer Art Haftscheibe der Blattoberfläche auf.

**b) Stengelblatt.**

**Querschnitt:** Obere und untere Epidermis nicht sehr verschieden. 1 oder 2 undeutlich ausgebildete Palisadenreihen, über dem Hauptbündel nicht unterbrochen. Oberseite des Blattes über dem Mittelnerven ohne Rinne, aber flach konkav gebogen. Mittelrippe auf der Unterseite sehr breit und stark ausgebildet. Sie enthält in der Blattbasis oft 6 oder mehr, z. T. ziemlich große Gefäßbündel, die, in sehr spitzem Winkel vom Hauptbündel abzweigend, allmählich nach außen verlaufen. Im obern Teil des Blattes findet sich in der Mittelrippe nur noch ein größeres Gefäßbündel. Blattdicke ca. 320—345  $\mu$ .

**Flächenpräparat:** *Oberseite:* Epidermiszellen höchstens schwach wellig-buchtig, in der Längsrichtung gestreckt. Spitze Haare ziemlich selten. Keulenhaare keine gefunden. *Unterseite:* Epidermiszellen wellig-buchtig. Stomata 36 : 66  $\mu$ , oft auch größer, 42 : 75  $\mu$ . Spitze Haare 27  $\mu$  dick, Wanddicke 6  $\mu$ , Länge bis ca. 950  $\mu$ , aber häufig nur halb so lang. Auf der Unterseite der Mittelrippe kommen bis 45  $\mu$  dicke Haare vor. Länge auch ca. 950  $\mu$  oder weniger.

**Kelchblätter.** Unbehaart. Neigung zu einseitiger Entwicklung : 1 Flügel häufig breit, mit nur 2 Zellschichten, der andere schmal, dick, mit mehreren Gefäßen.

**Honigblatt.** Gelb. Oberseite glänzend. Unterseite kahl. Tendenz zu einseitiger Entwicklung, ähnlich wie im Kelchblatt. Nektarium mit ventralem Wulst, der in eine Rinne ausläuft. Ihre Ränder wuchern oft seitlich einwärts, so daß eine lateral überdeckende Schuppe entsteht, während der Grund der Nektargrube meist frei liegt. Subepidermale Stärkeschicht aus großen, langgestreckten Zellen, ohne Neigung.

**Stamina.** Staubbeutel wie bei *R. Flammula*, aber größer. Keine wesentliche Vermehrung der Bündelelemente im Konnektiv.

**Pollen.** Pollen mit 3 Keimfalten. Korngröße: 30—39  $\mu$ . (Kumazawa [12] fand Körner mit 4 Keimfalten.)

**Frucht.** Frucht unbehaart, nicht ganz glatt wegen der großlumigen Epidermiszellen, die sich nach außen vorwölben. Rückennerven 3, einer der lateralen meist reduziert, häufig mit einem einzigen Gefäß im Xylem. Im obern Teil der Fruchtwand meist nur 2 Rückennerven erkennbar, der mittlere und 1 lateraler. (Untersuchung an ganz junger Frucht notwendig.) Oxalatkristalle sehr schön prismenförmig ausgebildet, mit rundem Kristallisationszentrum. Größte gefundene Kristalle 15  $\mu$  breit, 30  $\mu$  lang. Faserpanzer des Mesokarps außerordentlich dick und stark verholzt. Endokarp wie immer aus einer einzigen Faserschicht. In der Samenschale die innere Epidermis des Integumentes als verholzte Zellschicht erkennbar. Endosperm entwickelt.

**Charakteristik.**

*R. Lingua* ist der größte Vertreter der R.-Arten. Seine Organe sind in der Struktur etwas variabel, je nachdem sie sich submers oder über Wasser entwickeln. Doch wirkt sich dies auf die äußere Form der grünen Blätter am meisten aus, wäh-



rend die Anatomie weniger stark beeinflußt wird. Allgemein sind die Gewebe submerser Organe lockerer, Behaarung und Stomata spärlicher oder fehlend, die Gefäßbündel kleiner und ihre Faserscheiden weniger verholzt, daher weniger charakteristisch.

Die Verholzungstendenz von *R. Lingua* muß als stark gelten, wenn die rasche und späte Entwicklung des Hauptstengels berücksichtigt wird. Wie bei mehreren, schon besprochenen Arten bleiben im Xylem einige Gefäßanlagen unverholzt.

**Typische Merkmale:** Im Stengel sehr zahlreiche Gefäßbündel, Markstrahlen nur 2—8 Zellen breit; Faserscheiden auf dem ganzen Umfang der Bündel normal ausgebildet (vgl. *R. Flammula*). Auf der Blattoberfläche keine dünnwandigen Keulenhaare (vgl. *Chrysanthé*).

### Gruppencharakteristik der von uns untersuchten *Flammulae* :

Dünne, faserige Wurzeln. Wurzelstock verhältnismäßig primitiv, entweder röhrig mit der Anatomie eines Ausläufers, oder mit Rhizomcharakter, aber ohne Gefäßbündelring. Außenrinde breit, aerenchymatisch, zerrissen. Markstrahlgewebe locker, mit kollabierenden Zellen und großen Interzellularen. Mit Stärke gefüllte Zellbrücken von der Stengelperipherie zu den Gefäßbündeln und von einem Bündel zum nächsten im Markstrahl. Blattstiele ohne invertierte Gefäßbündel. Stengelblätter schmal, lanzettlich, ganzrandig, höchstens schwach gezähnt; Oberseite ohne Nervenrinnen und ohne Keulenhaare. Honigblätter mit ventraler Nektartasche; subepidermale Stärkeschicht großzellig, längsgestreckt, nicht geneigt. Fruchtwand unbehaart, mit 3 Rückennerven, von denen hauptsächlich die lateralen in Rückbildung begriffen scheinen (Prantl [22] gibt an : 1 Rückennerv).

### Sektion *Auricomus* Spach.

Die *Auricomus*-Gruppe bildet einen Formenkreis von sehr zahlreichen, morphologisch oft recht verschiedenen Arten. Sie sind erst zum Teil bekannt. In der Schweiz hat W. Koch (10) eine Anzahl von Arten aufgefunden und beschrieben. Er machte durch Kreuzungsversuche wahrscheinlich, daß in der ganzen Gruppe Pseudogamie auftritt. Doch nimmt er an, ausnahmsweise könnte die Möglichkeit zur Befruchtung doch bestehen, wobei im günstigen Fall neue Arten entstünden. So würde der Formenreichtum innerhalb der Gruppe und auch das geographisch eng begrenzte Vorkommen einzelner Sippen erklärt. Häfliger (5) hat für alle von ihm untersuchten *Auricomus*-Arten Pseudogamie nachgewiesen. Bei den zu unserer Arbeit ausgewählten Spezies handelt es sich um gut bekannte Vertreter von morphologisch verschiedenartigem Typus. Der größte Teil der Exemplare stammt aus dem Versuchsgarten des Instituts für spezielle Botanik der ETH.

### 10. *R. megacarpus* W. Koch.

Fundorte : Fahr an der Limmat, Rümlang.

Ausdauernd, bis ca. 40 cm hoch. Rhizom mit stengelartigen Zwischenstücken und knotigen Internodien. An der Stengelbasis einige blattlose, häutige Scheiden. Hauptstengel aufrecht, verzweigt. Wenige grundständige Laubblätter, ungeteilt bis ziemlich tief dreilappig, mit ungeteilten, grob und spitz gezähnten Lappen. Stengelblätter lanzettlich, die untern unregelmäßig und grob gesägt, die obern ganzrandig. Blüten glänzend gelb, oft mit weniger als 5 Honigblättern. Früchtchen groß, dicht behaart (ca. 4 mm lang). Blütenboden behaart (vgl. Koch [10]).

*Wurzel.* Epidermis und Hypodermis leicht verholzt. Außenrindenparenchym nicht zerrissen. Stärkekörner bis ca. 12  $\mu$  groß, meist 2—3fach zusammengesetzt. Verholzung der Endodermis verhältnismäßig spät. Im Xylem Gefäße bis ca. 21  $\mu$  weit.

*Rhizom.* Das Rhizom besteht aus kräftigen, bewurzelten Knoten, die durch fast stengelartige, mehrere cm lange Abschnitte voneinander getrennt sind. Haare fehlen. Epidermis und äußere Rindenschicht verholzt. In den stengelartigen Abschnitten bilden die Leitbündel einen ziemlich zusammenhängenden, schmalen Ring, welcher am äußern und am innern Rand von 1—2 kräftig verholzten Zellschichten guirlandenartig eingefast wird. Die Internodien weisen dagegen typische Rhizomstruktur auf. Die Bündelelemente sind zu großen Gruppen zusammengefaßt und bilden annähernd einen Gefäßbündelring. Es finden sich verhältnismäßig wenige stark verholzte Faserkomplexe. Dagegen tritt hier die gestreifte Endodermis mit Casparischen Punkten an den Radiärwänden auf, wie sie bereits im allgemeinen Abschnitt über das Rhizom als für die *Auricomi* typisch beschrieben wurde. Stärke wie in der Wurzel, aber mehr Einzelkörner.

*Stengel.* Querschnitt: Umriß stielrund. Haare fehlen im untersuchten Stadium. Epidermis und Hypodermis ohne besondere Merkmale. Kutikula gerillt. Außenrindenparenchym nicht chlorophyllreich, vom Markstrahlgewebe hauptsächlich nur durch die Form der Interzellularen verschieden. Diese sind hier meist rechteckig, im Markstrahl dagegen fast stets dreieckig, zahlreicher und kleiner. Querschnitt der Gefäßbündel rundlich-oval. Sie tragen eine höchstens 5 Zellen tiefe, aber stark verholzte Perizykelscheide. (Faserdurchmesser bis 21  $\mu$ , meist ca. 12  $\mu$ , Wanddicke ca. 4  $\mu$ .) Phloem nicht sehr regelmäßig, vom Kambium nicht deutlich abgrenzbar. Xylem in drei radiäre Zonen geteilt. Die engsten Elemente wie gewöhnlich im medianen Streifen. Größter Durchmesser der weitesten seitlichen Gefäße bis ca. 42  $\mu$ . Zuinnerst im Bündel eine ziemlich große Gruppe von Vasalparenchym, welches sich oft seitlich in einzelliger Schicht über den Rand des Xylems bis zum Kambium hin fortsetzt. Diese Eigentümlichkeit in der Bündelstruktur ist für die *Auricomi* charakteristisch, bei *R. megacarpus* aber erst zur Zeit der Fruchtreife deutlich ausgeprägt. Als Fortsetzung der Perizykelscheide umgibt eine 1—2 Zellen starke Schicht ziemlich dünnwandiger, aber verholzter Elemente die Markseite des Bündels. Diese innere Bündelscheide verholzt später als der Perizykel. Am jungen Stengel ist sie nicht differenzierbar. Dann sehen die Bündelquerschnitte solchen von unfertig verholzten Stengeln des *R. montanus* sehr ähnlich. Die Markstrahlen sind 4—10 Zellen breit und verholzen spät, in ziemlich schmalen Streifen, welche an der Grenze gegen die Außenrinde von Bündel zu Bündel laufen. Das Mark ist zerrissen.

*Längsschnitt:* In den Bündeln treten Spiral- und Ringgefäße und viele Tüpfel- und große Netzleistengefäße auf. Auch Tüpfeltracheiden mit Wandfenstern (bis 27  $\mu$  lang und ca. 9  $\mu$  breit) finden sich in der jüngsten Zone des Xylems.

*Blütenstiel.* Querschnitt: Umriß abgerundet-kantig, später schwach furchig. Spitze verholzte Haare ziemlich häufig. Außenrindenparenchym sehr locker und zart, oft zerrissen. Fasern der Bündelscheiden wenig verholzt, die Interzellularen zwischen ihnen mit Substanz ausgefüllt, welche Zellulosefärbung annimmt. Mark hohl.

*Blütenachse.* Längsschnitt: Der langgestreckte Blütenkegel weist reichlich spitze, verholzte Haare auf, die hier schon in der untersten Zone der Blütenorgane häufig sind. Bei *Chrysanth*e und *Echinella* kommen sie erst in der Karpellregion vor. Die Blütenachse von *R. megacarpus* trägt im oberen Teil zahlreiche kleine Stielchen, auf welchen die Früchtchen aufsitzen. Die Gefäßbündel verlaufen in der äußeren Schicht des Blütenkegels. Die Perizykelscheiden enden mit dem Blütenstiel. Mark sehr locker und hohl.



*Blattstiel.* Querschnitt: Umriß dreikantig, schildförmig, die ventrale Seite etwas konkav, gelegentlich eine spitzwinklige Stielrinne bildend. Epidermis und Hypodermis lösen sich auf der ventralen, oft auch auf allen drei Seiten von den tiefer liegenden Geweben ab. Spitze, verholzte Haare spärlich. Außenrindenparenchym an der dorsalen Stielkante ca. 10 Zellschichten tief, ventral dagegen nur 4 Schichten. Gefäßbündel wie im Stengel, in der ventralen Stielseite invertiert.

*Laubblatt.* Querschnitt: Obere Epidermis großzelliger als untere. Spitze, verholzte Haare beiderseits zwischen Epidermiszellen eingelassen, welche hügelartig vorstehen. Palisadenschicht einreihig, über dem Hauptnerv unterbrochen; gelegentlich tritt eine zweite, kürzere Schicht auf. Nervenrinne ziemlich flach. Hauptnerven auf der Blattunterseite etwas vorstehend. Blattdicke ca. 285  $\mu$ . Viel Oxalat.

*Flächenpräparat: Oberseite:* Epidermis schwach wellig-buchtig oder geradlinig, um die spitzen Haare in hohen Hügeln vorgewölbt (vgl. Abb. 15). Epidermishügel anfangs dünnwandig und turgeszent; später verholzen sie. Spitze Haare: wenige, am häufigsten über den Nerven. Breite ca. 18  $\mu$ , Länge bis ca. 350  $\mu$ , Wanddicke 3  $\mu$ . Keulenhaare fehlen. *Unterseite:* Epidermiszellen wellig-buchtig. Größe der Stomata, die auch über den Nerven vorkommen, ca. 33:45  $\mu$ . Spitze, verholzte Haare häufiger als auf der Oberseite, 24  $\mu$  breit und ca. 650  $\mu$  lang.

*Kelchblatt.* Oft asymmetrisch gebaut, dünn. Unterseite behaart.

*Honigblatt.* Gelb, Oberseite glänzend. Unterseite besonders an der Basis mit zahlreichen spitzen, einzelligen Haaren, von denen manche kleine Oxalatkristalle einschließen. Bau des Honigblattes immer unregelmäßig. Mißbildungen häufig. Ventrale Honigschuppe als Tasche entwickelt, nicht freistehend. Im Sekretionsgewebe des Nektariums nekrotische Zellkomplexe. Epidermis der Nektargrube kollabiert. Nebenektarien kommen seitlich oder weiter vorn auf dem Honigblatt fast immer vor, häufig an Stellen mit übermäßig großer Bündelversorgung. Teils liegt ihr Sekretionsgewebe frei, teils besitzen sie eine Honigtasche wie das Hauptnektarium. Subepidermale Stärkeschicht aus großen, etwas langgestreckten, abgerundeten Zellen, ohne Neigung.

*Stamina.* Lange Staubbeutel. Bündel ziemlich gleichmäßig, gelegentlich am Ende im Konnektiv etwas verdickt.

*Pollen.* Pollen mit 4 Keimfalten, daneben aber noch zahlreicher Körner mit 3 Keimfalten. Größe: (18)—30—39  $\mu$ . Geschrumpfte Körner häufig.

*Frucht.* Fruchtwand mit spitzen, verholzten, einzelligen Haaren, die fast gerade abstehen oder retortenförmig gebogen sind. Epidermis teils scharf gerillt, teils glatt. Rückennerven 3, aber die zwei seitlichen gehen oft nicht bis in die Spitze des Karpells. Kalziumoxalatdrusen nur ganz vereinzelt und klein. Faserschicht des Mesokarps wenige Zellen stark, auffallend spät verholzend wie auch die Endokarpschicht. Integument gut entwickelt, seine innere Epidermis dunkel färbbar. Epidermis des Nuzellus gut färbbar, auch unter der Mikropyle des Integumentes, wo sie einen mehrschichtigen Zellhügel bildet. In der Chalaza noch keine verholzte Grenzschicht erkennbar. Nuzellus über der Chalaza noch gut erhalten. Embryosack in den ersten Entwicklungsstadien begriffen. Sekundärer Embryosackkern und Antipoden gut sichtbar, mit Thionin dunkelviolet. Die Früchte, die zur Untersuchung erst nach völligem Verblühen und Abfallen der Honigblätter genommen wurden, sind auffallend weniger entwickelt als die der Gruppe *Chrysanthé* im gleichen Zeitpunkt.

### *Charakteristik.*

Im Rhizom verhältnismäßig wenige stark verholzte Elemente. Im Stengel verholzt der Perizykel früher als die innere Faserscheide. Seitliche Ausläufer des Va-

salparenchym stellen die Verbindung mit Kambium und Phloem her. Verholzungstendenz ziemlich stark, aber etwas verspätet.

**Typische Merkmale:** Die Stengelanatomie erlaubt nur den Schluß auf Zugehörigkeit zu den *Auricomi*. Verwechslung mit *R. montanus* wäre möglich. Anhaltspunkte geben die spärliche oder meist fehlende Behaarung am Stengel des *R. megacarpus* und bei Untersuchung eines Längsschnittes die Größe der seitlichen Wandfenster an Tüpfeltracheiden (vgl. Längsschnitt des Stengels). Am Laubblatt fehlen dünnwandige Keulenhaare, die für Vertreter der Gruppe *Chrysanth* charakteristisch sind. Blütenkegel behaart, auch in der untersten Zone und mit gut entwickelten Fruchstielchen versehen.

### 11. *R. cassubicifolius* W. Koch.

Aus dem Institutsgarten; Herkunft: Wiladingen (Kt. Bern).

Ausdauernd, bis 50 cm hoch; Wurzeln ziemlich dünn. Rhizom im Boden schräg bis waagrecht kriechend. An der Basis des Hauptstengels 2—4 blattlose Scheiden. Hauptstengel kräftig, verzweigt. Grundblätter ungeteilt, rundlich-nierenförmig, ringsum gezähnt, mit tiefer, schmaler Basalbucht. Abschnitte der Stengelblätter schmal bis breit lanzettlich, kräftig gesägt, selten ganzrandig. Honigblätter wohl entwickelt und vollzählig, oft überzählig vorhanden. Blütenboden behaart (vgl. auch Koch [10]).

**Wurzel.** Triarche, tetrarche und pentarche Wurzeln kommen nebeneinander vor. Beim Austritt aus dem Rhizom sind sie verhältnismäßig dünn, vergrößern aber sogleich ihren Querschnitt durch Zellteilung in den Außenrindenschichten bedeutend, so daß sie Keulenform annehmen. Stärkekörner klein, meist einzeln, bis ca. 7,5  $\mu$ . Verholzung der Endodermis nicht stark. Gefäße ca. 21  $\mu$  weit.

**Rhizom.** Auf der Epidermis keine Haare gefunden. Die äußere Endodermis läßt Streifung der Radiärwände und Casparische Punkte erkennen, welche etwa  $\frac{1}{2}$  der Radiärwände einnehmen. Werden am Innenrand der Gefäßbündelgruppen einzelne oder mehrere Zellen differenziert, so verholzen sie gleichmäßig an allen Wänden und haben einfache Tüpfelstruktur. Die Teilung der äußeren Endodermiszellen zu Faserelementen läßt sich bei *R. cassubicifolius* besonders gut verfolgen. Stärke wie in der Wurzel.

**Stengel.** Querschnitt. (Vgl. Abb. 7): Umriß unregelmäßig kantig. Haare keine gefunden. Kutikula unregelmäßig wellig bis glatt, mit hie und da scharf hervortretenden Längsleisten. Epidermis großzellig, Hypodermis vom darunterliegenden Gewebe wenig differenziert. Außenrindenschicht breit, locker und großzellig. Von den sehr ungleichen Bündeln liegen die größten unter den Stengelkanten. Querschnitt der mittelgroßen und kleineren Bündel rundlich bis breit-oval, derjenige der großen dagegen spitz-eiförmig, mit der Spitze nach außen. Perizykelscheide im Vergleich zum benachbarten Parenchym sehr engzellig, an mittleren und großen Bündeln ca. 10 Schichten tief. (Wanddicke ca. 3  $\mu$  und mehr, Durchmesser bis ca. 12  $\mu$ ); Phloem und Kambium zeigen keine besonderen Merkmale. Im Xylem drei radiäre Streifen, von welchen die seitlichen die größten Gefäße enthalten (Weite bis ca. 36  $\mu$ ). Zuerst eine kleine Gruppe von Vasalparenchym, die sich seitlich über den Rand des Xylems in einem 2—3 Zellen tiefen Streifen dünnwandiger Elemente bis zum Kambium hin fortsetzt. Diese Struktureigenheit ist überall sehr konsequent durchgeführt. Außerhalb folgt die, im Gegensatz zum Perizykel, ziemlich großzellige, 1—2 Zellen starke, innere Faserscheide (Durchmesser der Fasern bis ca. 30  $\mu$ ). Sie ist deutlich verholzt und hebt sich vom zelluloseischen Vasalparenchym ab, ebenso wie das Xylem.



Markstrahlen 4—6 Zellen breit. Innerhalb derselben verholzt ein ca. 2 Zellen starker Streifen, welcher nach dem visuellen Eindruck die seitliche Fortsetzung sowohl der Perizykelgruppen wie der inneren Faserscheiden bildet. Diese verholzten Markzellstreifen ziehen sich girlandenartig von einem großen, unter einer Stengelkante liegenden Bündel zum nächsten, und die mittleren und kleineren Bündel reihen sich dazwischen ein, so daß alle auf dem Bogen der Girlande liegen. Diese bildet zugleich die innere Grenze der Außenrindenschicht. Querschnitte aus höher gelegenen Stengelteilen bieten das gleiche Bild.

Der Stengelquerschnitt von *R. cassubicifolius* ist auffallend schön und übertrifft an Feinheit und Regelmäßigkeit der Struktur die Stengel der andern von uns untersuchten *Auricomi* sowie der meisten übrigen Arten.

**Längsschnitt:** Perizykelfasern schmal. Im Bündel folgen auf das Kambium einwärts wie gewöhnlich viele Tüpfeltracheiden. Seitliche Wandfenster kommen selten vor. (21  $\mu$  lang, 12  $\mu$  breit.) Lateral finden sich Tüpfel- oder Netzleisten-gefäße, dann Ring- und zuinnerst Spiralgefäße.

**Blütenstiel.** Querschnitt: Umriß unregelmäßig furchig. Es treten ziemlich dünnwandige, aber verholzte spitze Haare auf, mit getüpfelter, nach unten verjüngter Basis. Die meisten enthalten einen schönen, spindelförmigen Zellkern.

**Blütenachse.** Längsschnitt: Umriß kurz, rundlich. In allen Regionen des Blütenkegels zahlreiche Haare inseriert, welche dieselben Charakteristika aufweisen wie am Blütenstiel. Im Gegensatz zu *R. megacarpus* sind keine verlängerten Fruchts蒂elchen vorhanden, sondern nur kurze Höckerchen.

**Blattstiel.** Querschnitt: Umriß oft typisch, mit der Form einer Pfeilspitze vergleichbar. Haare fehlen meist. Epidermis und Hypodermis wie im Stengel, Bündelstruktur ebenfalls (vgl. Abb. 13).

**Laubblatt.** Querschnitt: Ähnlich wie *R. megacarpus*. Eine schlanke, hohe und eine zweite niedrigere Palisadenreihe. Nervenrinne stark ausgeprägt, Hauptnerven auf der Unterseite stark vorstehend. Blattdicke ca. 285  $\mu$ .

**Flächenpräparat:** *Oberseite:* Epidermiszellen rundlich-polygonal. Spitze Haare in der Randzone und auf den Nerven zahlreich, 18—21  $\mu$  breit und ca. 120  $\mu$  lang. Wanddicke 2—4  $\mu$ . Keulenhaare fehlen. *Unterseite:* Epidermiszellen wellig-buchtig. Größe der Stomata 18  $\mu$  : 36  $\mu$ . Um die Stomata nur ca. 4 anstoßende Epidermiszellen, statt 4—7 wie gewöhnlich. Spitze Haare spärlich, weich. Breite ca. 18  $\mu$ , Länge ca. bis 650  $\mu$ . In den Blattsähen Drüsen von gelb-brauner Farbe, identisch mit den *Anemonindrüsen* bei *R. Thora*, aber kleiner. Außerdem in der Nähe der Nerven an einem Exemplar außerordentlich viele kleine Oxalatkrystalle und Oxalatsand gefunden, im Blatt einer andern Pflanze der Spezies vom selben Standort dagegen fast kein Oxalat.

**Kelchblatt.** Unterseite sehr stark behaart. Oben vereinzelte Haare, besonders am Rand. Stark vorstehender Mittelnerv.

**Honigblatt.** Gelb, Oberseite glänzend. Unterseite besonders an der Basis reichlich behaart. Zwillingsstrichome sind häufig. Im Sekretionsgewebe der Nektardrüse nekrotische, kernlose Zellen. Honigschuppe als ventrale Tasche ausgebildet. An ihrem Rand wurden einige kurze spitze Haare beobachtet. Subepidermale Stärkeschicht wie bei *R. megacarpus*.

**Stamina.** Lange schlanke Staubbeutel. Bündel ziemlich gleichmäßig, bis zu oberst.

**Pollen.** Pollen mit 4 Keimfalten selten. Körner mit 3 Keimfalten bilden den Hauptanteil. Größe ca. 27—30  $\mu$ .

**Frucht.** Fruchtwand stark behaart. Haare meist gerade abstehend. 3 Rückenerven, die lateralen jedoch in Rückbildung wie bei *R. megacarpus*. Im Exokarp

viele kleine Oxalatdrusen. Integument mit innerer Epidermis deutlich. Samenanlage analog wie bei *R. megacarpus*.

### Charakteristik.

*R. cassubicifolius* zeichnet sich aus durch Regelmäßigkeit der anatomischen Struktur in allen Einzelheiten. Die Verholzungstendenz ist mäßig und auf bestimmte Elemente beschränkt. Einzelne Merkmale der *Auricomus*-Gruppe besonders deutlich ausgebildet. (Typische Bündelstruktur im Querschnitt; Ausbildung der verholzten Streifen in den Markstrahlen.)

Typische Merkmale: Im Rhizom Keulenform der jungen Wurzeln. Ausbildung der äußeren Endodermis (Casparische Punkte  $\frac{1}{3}$  der radiären Zellwände) und ihre Verschiedenheit von der inneren Endodermis. Im Stengel Querschnittform der größten Bündel; Perizykel ca. 10 Zellen tief, aus engen Fasern; Markstrahlen 4—6 Zellen breit (vgl. übrige *Auricomi*). Querschnittform des Blattstiels; Behaarung der Blütenachse.

### 12. *R. argoviensis* W. Koch.

Aus dem Institutsgarten. Herkunft: Hard bei Laufenburg.

Ausdauernd, 25—35 cm hoch. Wurzeln dünn. Rhizom im Boden kriechend. Blattlose, grundständige Scheiden fehlen. Grundständige Laubblätter tief zerschnitten in drei Abschnitte, von denen die seitlichen ihrerseits wieder bis auf den Grund ihrer Fläche geteilt sind. Basalbucht schmal. Stengelblätter in lange, linealische bis lineallanzettliche Abschnitte zerteilt. Honigblätter gelb, glänzend, meist nur zu drei oder vier vorhanden. Fruchtboden kahl, mit gut entwickelten Karpellstielchen (vgl. Koch [10]).

*Wurzel*. In der Struktur ähnlich wie bei *R. megacarpus*. Stärkekörner zum größten Teil rund, seltener zusammengesetzt. Durchmesser der einzelnen Körner und der zusammengesetzten als Ganzes bis ca. 12  $\mu$ . Radiärwände der Endodermis deutlich verdickt. Gefäße bis ca. 36  $\mu$  weit.

*Rhizom* (vgl. Abb 4). Auf der Epidermis keine Haare gefunden. Stark verholzte Fasergruppen nur im untersten Rhizomteil, meist auf der Markseite der Gefäßbündelelemente. Sonst Endodermis fast überall als gut differenzierte Einzelschicht mit streifig verdickten Radiärwänden sichtbar, sowohl am äußern wie am innern Rand der Gefäßbündelgruppen. Die Verdickungen erstrecken sich über ca.  $\frac{2}{3}$  der Wandbreite. Einzelne, stark verholzte Zellen sind degenerierte Phloemelemente. Stärke reichlich wie in der Wurzel (vgl. Abschnitt über das Rhizom im allgemeinen Teil).

*Stengel*. Querschnitt: Umriß stielrund. Epidermis und Hypodermis wie bei *R. megacarpus*. Kutikula schwach wellig, fast glatt. Im untersuchten Stadium keine Haare. Außenrindenparenchym etwas kleinzelliger als Markgewebe. Die Gefäßbündel gleichen genau denen von *R. megacarpus*. Größte Gefäße bis ca. 54  $\mu$  weit. In den Markstrahlen, die ca. 5—10 Zellen breit sind, Tendenz zur Bildung schmalen, verholzten Streifen, welche sich girlandenartig von einem Bündel zum nächsten ziehen, wie bei *R. cassubicifolius*. Die Abgrenzung der Streifen gegen das unverholzte Parenchym ist aber bei *R. argoviensis* weniger deutlich.

Im ganzen erinnert sein Stengelquerschnitt eher an jenen von *R. megacarpus*, da er in allen Einzelheiten bedeutend gröber und weniger regelmäßig ist als *R. cassubicifolius*.

Längsschnitt: Von *R. megacarpus* kaum zu unterscheiden. Wandfenster an den Tracheiden selten und nur ca. 15  $\mu$  weit, häufig rundlich.



**Blütenstiel.** Querschnitt: Umriß furchig. Reichlich spitze, verholzte Haare, die aber nur kurz und dünnwandig sind und noch den Zellkern enthalten.

**Blütenachse.** Längsschnitt: In der Zone der unteren Blütenorgane eine 8—10 Zellen tiefe Randschicht aus schwammigem Gewebe von rundlichen Zellen, während in dieser Region sonst keil- oder keulenförmige Randzellen die Regel sind. Oberer Teil der Blütenachse kurz, teilt sich ganz in Fruchtsielchen auf. Die Gefäßbündel verlaufen tief, in stark aerenchymatisches Gewebe eingebettet und verzweigen sich frühzeitig. Keine Haare auf der Blütenachse.

**Blattstiel.** Querschnitt: Umriß schildförmig bis nierenförmig, aber ohne eigentliche Stielrinne. Haare fehlen meist. In der ventralen Stielseite mehrere kleine, invertierte Gefäßbündel. Struktur wie im Stengel.

**Laubblatt.** Querschnitt: Sehr ähnlich wie *R. megacarpus*. Zweite Palisadenschicht vorhanden, aber undeutlich. Blattdicke ca. 285  $\mu$ .

**Flächenpräparat:** *Oberseite:* Epidermiszellen schwach wellig-buchtet. Spitze, verholzte Haare bis ca. 550  $\mu$  lang, auch viel kürzer, und ca. 15  $\mu$  breit. Wanddicke bis ca. 3  $\mu$ . Keulenhaare fehlen. *Unterseite:* Epidermiszellen wellig-buchtet. Größe der Stomata 36  $\mu$ : 48  $\mu$ . Spitze, verholzte Haare am Hochblatt häufig; am Grundblatt fast nur am Rand, in den Blatteinschnitten und auf den Nerven. Länge bis ca. 400  $\mu$ , Breite 18  $\mu$  (am Hochblatt). Haare am Rand wesentlich kürzer.

**Kelchblatt.** Wenig behaart, vereinzelte Haare auch auf der Oberseite.

**Honigblatt.** Gelb, Oberseite glänzend. Unterseite besonders an der Basis stark behaart. In den Haarbasen gelegentlich Oxalatkristalle eingeschlossen. Nektarium etwas unregelmäßig gebaut, mit nekrotischen Zellgruppen im Sekretionsgewebe. Stärkeschicht der Subepidermis wie bei *R. megacarpus*. Mesophyll großzellig, zerissen.

**Stamina.** Staubbeutel kürzer als bei *R. cassubici-folius*. Gefäßbündel zum Teil deutlich geteilt. Am Ende nochmals starke Vermehrung der Xylemelemente.

**Pollen.** Pollen mit 4 Keimfalten, daneben sehr zahlreiche Körner mit 3 Keimfalten. Größe: (9)—21—39  $\mu$ . Viele Körner scheinbar nicht quellfähig.

**Frucht.** Fruchtwand wulstig-höckerig. Behaart ähnlich wie Frucht von *R. megacarpus*. Mißbildungen kommen vor, zum Beispiel Hohlräume mit Epidermis- und Haareinschlüssen im Exokarp. Letzteres breit, mit sehr kleinen Oxalatdrusen. 3 Rückennerven, ebenso wie bei *R. megacarpus* in Rückbildung. Verholzung der Fasern im Meso- und Endokarp verzögert. Samenanlage wie bei *R. megacarpus*.

### Charakteristik.

*R. argoviensis* steht anatomisch zwischen *R. megacarpus* und *R. cassubici-folius*, hat jedoch bedeutend mehr Ähnlichkeit mit dem ersteren, besonders in der Stengelstruktur. Die Verholzung tritt ebenfalls etwas verspätet ein; die Perizykelscheiden verholzen früher als die inneren Bündelscheiden.

**Typische Merkmale:** Im Rhizom die Ausbildung der Endodermis. Im Stengel sichere Artbestimmung kaum möglich, da Ähnlichkeit mit *R. megacarpus* sehr groß. Blütenachse kahl, mit stark entwickelten Fruchtsielchen (vgl. *R. megacarpus*).

### 13. *R. puberulus* W. Koch.

Aus dem Institutsgarten. Herkunft: Schaffhausen.

Ausdauernd, 25—35 cm hoch. An der Stengelbasis oft eine blattlose Scheide. Stengel stark behaart. Grundständige Laubblätter tief dreiteilig bis dreischnittig, die

ersten mit stärker geteilten Abschnitten, die spätern mit oft zusammenfließenden Zipfeln. Stengelblätter verkehrt keilförmig bis lineal. Honigblätter gelb, glänzend; manchmal pro Blüte nur eines wohl ausgebildet. Blütenboden kahl (vgl. K o c h [10]).

*Wurzel.* Ähnlich wie *R. megacarpus*. Stärkekörner meist rund oder 2fach zusammengesetzt, einzeln oder als Ganzes mit einem Durchmesser von bis ca. 12  $\mu$ . Größte Gefäße bis 24  $\mu$  weit.

*Rhizom.* Auf der Epidermis des Rhizoms keine Haare gefunden. Tendenz zur Verholzung stärker als bei den drei besprochenen *Auricomi*. Die äußere Endodermis findet eine direkte Fortsetzung in den sklerenchymatischen Zellen am Innenrand der Gefäßbündelgruppen. Dort treten ziemlich große Komplexe vollständig verholzter Elemente auf, während sie in der äußern Endodermis nur vereinzelt vorkommen. Die Mehrzahl der äußern Endodermiszellen läßt die gestreifte Struktur der Radiärwände noch deutlich erkennen.

*Stengel.* Querschnitt: Umriß stielrund. Epidermis kleinzellig, etwas kollenchymatisch. Haare kommen vor. Außenrindenschicht breit, ziemlich großzellig. Die Gefäßbündel gleichen im Querschnitt denen von *R. cassubicifolius*; die größeren haben länglich-ovale, die kleineren rundliche Form. Die Perizykelscheide besteht aus nur ca. 5 (—7) Zellschichten, d. h. sie ist etwa halb so stark wie bei der oben genannten Spezies. Doch sind ihre Elemente ebenfalls nur etwa 12  $\mu$  weit, mit einer Wanddicke von ca. 3  $\mu$ . Phloem und Kambium sind normal gebaut. Das Xylem weist nicht ganz so viele Elemente auf wie in den Bündeln von *R. cassubicifolius*, hat aber dieselbe Struktur (größte Gefäße bis 39  $\mu$  weit). Wie dort wird es von einem Hof dünnwandiger Elemente umgeben, welcher aus dem Vasalparenchym und dessen seitlichen Ausläufern einerseits und aus Kambium und Phloem anderseits besteht. Die Markseite der Bündel umgibt eine 1 bis mehrere Zellen starke verholzte Faserscheide, welche an den Perizykel anschließt. Von der Stelle, wo die beiden Hälften der Bündelscheiden zusammentreffen, ziehen sich, ebenso wie bei *R. cassubicifolius*, seitlich schmale Streifen verholzter Markstrahlzellen von einem Bündel zum nächsten. Sie bilden die Grenze zwischen Außenrinde und Markstrahlgewebe. Die Markstrahlen sind 5—10 Zellen breit, das innere Mark zerrissen.

*Längsschnitt:* Gleicht dem von *R. cassubicifolius*. Wandfenster in den Tracheiden rundlich, ca. 21  $\mu$  weit.

*Blütenstiel.* Umriß ungefähr stielrund, reichlich behaart. Struktur wie im Stengel.

*Blütenachse.* Längsschnitt: Die verholzten spitzen Haare des Blütenstiels dringen bis zur Grenze zwischen Stiel und Blütenachse hinauf vor. Der eigentliche Blütenkegel ist aber kahl. Form der Blütenachse gestreckt, ähnlich der von *R. megacarpus*. Die Gefäßbündel verlaufen etwas tiefer als dort. Fruchtstielchen gut entwickelt, ebenso wie bei der genannten Art.

*Blattstiel.* Querschnitt: Umriß gleich demjenigen des Blattstiels von *R. megacarpus*. An den spitzwinkligen, lateralen Stielkanten finden sich gehäuft spitze, verholzte Haare, während sie sonst wenig zahlreich sind. Gefäßbündel wie im Stengel.

*Laubblatt.* Querschnitt: Beide Epidermen ziemlich großzellig. Zwei Reihen kurzer Palisaden. Nervenrinne tief, ziemlich breit. Hauptnerven auf der Unterseite stark vorstehend. Blattdicke ca. 260  $\mu$ .

*Flächenpräparat:* *Oberseite:* Epidermiszellen in verschiedener Richtung gestreckt, nicht wellig-buchtig, um die spitzen Haare stark vorgewölbt. Spitze, verholzte Haare sehr reichlich, ca. 18  $\mu$  breit, bis ca. 650  $\mu$  lang, an den Hochblättern bedeutend kürzer. Wanddicke: bis 3  $\mu$ . Keulenhaare fehlen. *Unterseite:*



Epidermis stark wellig-buchtig. Größe der Stomata ziemlich verschieden, ca. 18  $\mu$  breit und 36—48  $\mu$  lang. Spitze Haare 18  $\mu$  breit, bis ca. 950  $\mu$  lang.

*Kelchblatt.* Auf der Unterseite stark behaart. Mesophyll gut entwickelt.

*Honigblatt.* Gelb, Oberseite glänzend. Unterseite an der Basis behaart. Die Nektartasche läuft in eine Rinne aus, in deren Rändern sich vereinzelt kleine Gefäße finden. Stärkeschicht der Subepidermis wie bei *R. megacarpus*.

*Stamina.* Konnektiv auffallend breit. Das Gefäßbündel verdickt sich am Ende bis auf die doppelte Zahl von Xylemelementen und endet oft wie zu einer Quaste ausgefranst.

*Pollen.* Pollen mit 4 Keimfalten und zahlreiche Körner mit 3 Keimfalten. Größe: (12)—30—42  $\mu$ . Viele scheinbar nicht quellfähige Körner.

*Frucht.* Fruchtwand sehr reichlich behaart, Zwillingstrichome häufig. Haare der Fruchtspitze zugebogen. Epidermis nicht ganz glatt. 3 Rückennerven. Oxalatdrusen vorhanden. Faserschicht des Mesokarps ziemlich breit, verholzt spät, ebenso wie das Endokarp. Samenanlage wie bei *R. megacarpus*.

### Charakteristik.

*R. puberulus* steht in bezug auf Stengel-anatomie zwischen *R. megacarpus* und *R. cassubicifolius*, doch so, daß die Ähnlichkeit zum letzteren größer ist. An *R. cassubicifolius* erinnern vor allem die engen Perizykelfasern; der stellenweise sehr schmale, aber deutlich, und an allen Bündeln erkennbare unverholzte Gürtel um die Xylemgruppe; die schmalen, gut differenzierbaren Streifen verholzter Markstrahlzellen, welche den Zentralzylinder gegen die Außenrinde abgrenzen. Gleichzeitig ist auch die Struktur der Elemente im einzelnen feiner und regelmäßiger als bei andern *Auricomi*, so daß sich *R. puberulus* auch hierin *R. cassubicifolius* nähert.

Die Verholzungstendenz ist, im Vergleich zu den von uns untersuchten *Auricomi*, stark, und tritt an allen Organen zutage, besonders aber im Rhizom.

### Gruppencharakteristik der von uns untersuchten *Auricomi*.

Die *Auricomi* zeigen im Vergleich zur Sektion *Chrysanthé* allgemein weniger starke Verholzungstendenz. Dies macht sich besonders in der Rhizomstruktur geltend. Interessant sind die Varianten der Stengelstruktur innerhalb der von uns untersuchten Arten. Zwei einander entgegengesetzte Gruppen von Entwicklungstendenzen scheinen sich auszuwirken. Einerseits handelt es sich um Anlagen, welche sehr schöne Formen und einige, offenbar für die ganze Gruppe spezifische Merkmale hervorbringen. Ihre reinsten Ausbildung finden sie bei *R. cassubicifolius*: ziemlich breiter Gürtel von Vasalparenchym um die Xylemgruppe, der die Verbindung mit Phloem und Kambium herstellt; deutliche Ausbildung der innern Faserscheide, deren Elemente sich in Größe und Form vom engzelligen Perizykel unterscheiden. Ausbildung eines schmalen Streifens verholzter Markzellen, welcher die äußere Grenze des Zentralzylinders markiert. Markstrahlen nicht mehr als etwa 6 Zellen breit. — Beim andern Extrem, *R. megacarpus*, überwiegen im untersuchten Stadium Anlagen, welche die typischen Formen und Merkmale verwischen. Verholzung etwas verzögert und gleichzeitig weniger gut auf bestimmte Elemente beschränkt. Perizykelfasern großlumig. Die innere Faserscheide verholzt spät, so daß der dünnwandige Gürtel um die Xylemgruppe zur Zeit

des Fruchtausatzes nur undeutlich in Erscheinung tritt. Die Markstrahlen sind ungleich, gelegentlich bis 10 Zellen breit und verholzen gegen das Mark hin spät, aber in ziemlicher Tiefe. Es kommt so eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Stengel von *R. montanus* zustande.<sup>1</sup>

Während der Hauptstengel bei den von uns untersuchten *Auricomi* nur ausnahmsweise eine sichere Bestimmung der Art gestattet, ist die Blütenachse meist charakteristisch in ihrer Form, der Ausbildung von Fruchtsielchen und der Behaarung. Wo Haare vorkommen, treten sie am ganzen Blütenkegel auf (vgl. *Chrysanthe*). Der Oberseite der Laubblätter fehlen dünnwandige Keulenhaare. Die Honigblätter sind an der Basis behaart, haben eine taschenförmige, nicht freistehende, ventrale Schuppe und eine großzellige, nicht geneigte Subepidermis, welche mit Stärke angefüllt ist. Pollen mehr oder weniger mischkörnig; es treten Körner von zwei verschiedenen Formtypen auf. Früchte bei den von uns untersuchten Arten behaart. Die Fruchtwand hat stellenweise 3 Rückennerven, doch sind die beiden lateralen in Rückbildung begriffen und können frühzeitig enden. Die Faserelemente der Karpelle verholzen spät. Verglichen mit Vertretern der Sektion *Chrysanthe*, muß die Entwicklung der Samenanlagen bei den von uns untersuchten *Auricomi* als verzögert bezeichnet werden.

#### Sektion *Pygmaeus* n. s.

##### 14. *R. pygmaeus* Wahlenb.

Aus dem Institutsgarten. Herkunft: Val Zeznina. Ausdauernd, 1,5—4 cm hoch. Grundachse klein, etwas knollig verdickt. Grundständige Laubblätter meist 5lappig, seltener nur 3- oder 4lappig, langgestielt mit breithäutiger Blattscheide. Blattlappen ganzrandig, oval bis eiförmig. Stengelblätter meist 2, tief dreispaltig; Abschnitte länglich eiförmig bis lanzettlich. Fruchtknoten eiförmig, glatt, mit deutlich abwärts gerichtetem Schnabel.

Wurzel und Rhizom konnten nicht untersucht werden.

Stengel = Blütenstiel. Querschnitt: Umriß stark furchig. Epidermis großzellig, radial gestreckt. Spitze, verholzte Haare vorhanden. Hypodermis gut ausgebildet. Außenrindenparenchym stark aerenchymatisch und besonders in den äußern Schichten zerrissen. Chlorophyll ist in der Hypodermis, in den Verbindungsstreifen zwischen Peripherie und Gefäßbündeln sowie in den tiefer liegenden Schichten der Außenrinde enthalten. Die wenig zahlreichen Gefäßbündel (meist weniger als 10) besitzen alle eine gut verholzte, bis zu 5 Zellen tiefe Perizykelscheide (Wanddicke der Fasern 1,5—2  $\mu$ , Durchmesser bis ca. 18  $\mu$  oder mehr). Phloem und Kambium nehmen verhältnismäßig viel Raum ein und sind etwas unregelmäßig gebaut. Xylemgruppe breit, aber nur wenige Elemente tief. Radiäre Zonen lassen sich darin nicht unterscheiden. Weite der größten Gefäße ca. 12—15  $\mu$ , d. h. sie sind enger als die Perizykelfasern. Xylem, ebenso wie bei den

<sup>1</sup> Inzwischen sind uns vor Abschluß dieser Arbeit die Ergebnisse der Untersuchungen von Häfliger (5) zugänglich geworden. Sie zeigen, daß bei den *Auricomi* in verschiedenem Maße sexuelle Störungen auftreten, und daß sie bei *R. casubicifolius* ein Minimum, bei *R. megacarpus* dagegen ein Maximum erreichen. Die von Koch (10) erwähnte Mischkörnigkeit des Pollens steht damit in Beziehung, und zwar gibt nach Häfliger der Grad der Mischkörnigkeit ein direktes Maß für die Summe der Störungen. Merkwürdigerweise sind die Arten mit dem größten Prozentsatz an Zwergpollen zugleich auch jene, bei denen wir als Folge der verzögerten Verholzung untypische Bündelquerschnitte beobachtet haben. — Auch *R. montanus* hat stark mischkörnigen Pollen und gehemmte Verholzungstendenz, doch verhält er sich in bezug auf sexuelle Störungen nicht gleich wie die *Auricomi*.



*Auricomi* ringsum von einem Gürtel unverholzter Elemente umgeben, die einerseits dem Phloem und Kambium, andererseits dem Vasalparenchym angehören. Die innere Faserscheide ist 1—5, meist 3 Zellen stark und schließt sich dem Perizykel an. Seitlich zieht sich ein schmaler Streifen verholzter Markstrahlzellen von einem Bündel zum nächsten. Markstrahlen 9—18 Zellen breit. Inneres Mark zerrissen. Der Stengelquerschnitt von *R. pygmaeus* erinnert an jenen von *R. puberulus*. Doch ist die Stengelstruktur trotz der Kleinheit des Organes eher grob und in den Einzelheiten unregelmäßig.

**Längsschnitt:** Im Xylem hauptsächlich Ring- und Spiralgefäße, daneben lateral gelegene Netzleistengefäße und wenige Tüpfeltracheiden mit stark durchbrochenen Wänden. Die Zellkerne der Außenrinde fallen durch Kleinheit und meist rundliche Form auf. Auch im Phloem und Kambium erreichen sie nur eine Länge von höchstens 15  $\mu$ . Die Markstrahlzellen enthalten größere, spindelförmige Kerne.

**Blütenachse.** **Längsschnitt:** Umriß sehr langgestreckt (ca. 4 mm lang). Region der unteren Blütenorgane schmal, der größte Teil des Kegels verbleibt den Karpellen. Blütenachse nicht behaart. Keine Fruchtsielchen. Die Gefäßbündel folgen der Peripherie in engem Abstand; inneres Mark zerrissen.

**Blattstiel.** **Querschnitt:** Umriß ungefähr herzförmig, mit tiefer, gerundeter Stielrinne. Ihr gegenüber befindet sich das größte Bündel ungefähr im Zentrum des Stiels. Invertierte Gefäßbündel treten nicht auf. Struktur im übrigen wie im Stengel.

**Laubblatt.** **Querschnitt:** Zellen der untern und obern Epidermis etwa gleich. Palisaden sehr kurz, aber in 2 Reihen, über dem Hauptnerven unterbrochen. Nervenrinnen sehr flach, Bündel auf der Unterseite kaum vorstehend. Blattdicke ca. 230  $\mu$ .

**Flächenpräparat:** *Oberseite:* Epidermiszellen schwach wellig-buchtig. Haare fehlen im untersuchten Stadium. *Unterseite:* Epidermiszellen wellig-buchtig. Haare fehlten zur Zeit der Untersuchung. Größe der Stomata: 24—30  $\mu$  breit, ca. 36  $\mu$  lang (vgl. *R. alpestris*).

*Kelchblatt, Honigblatt, Stamina und Pollen* konnten nicht untersucht werden, da die Exemplare von *R. pygmaeus* bereits verblüht hatten, als sie 1942 in den Besitz des Institutes für spezielle Botanik gelangten. Sie gingen im folgenden Winter ein. Unsere eigenen Bemühungen, im Sommer 1941 die Pflanze im Val Zeznina zu finden, waren trotz genauer Kenntnis des Standortes erfolglos gewesen. In jenem Jahre war der Schnee lange liegengeblieben, und auch andere Pflanzen mit ähnlichem Verbreitungsgebiet wie *R. pygmaeus* trieben sehr spät aus und kamen vielleicht gar nicht zur Blüte.

**Frucht.** Fruchtwand mit unregelmäßig vorstehenden Epidermiszellen. Unbehaart. Nur 1 Rückennerv gefunden. Wenig Oxalat vorhanden. Faserschichten der Fruchtwand noch unverholzt. Samenanlage im Stadium des Embryosackes, d. h. verhältnismäßig noch sehr unentwickelt.

### Charakteristik.

Bei *R. pygmaeus* fällt vor allem eine gewisse Ähnlichkeit des Stengelquerschnittes mit Vertretern der Sektion *Auricomus* auf. Der unverholzte Gürtel um die Xylemgruppen, die ziemlich schmalen Streifen verholzter Markstrahlzellen, welche von einem Bündel zum nächsten laufen, die grobe, unregelmäßige Struktur der einzelnen Elemente erinnern an einige der von uns untersuchten *Auricomi*. Doch kommt derselbe Gefäßbündeltypus auch bei *R. parnassifolius* wieder vor. Es läßt sich also daraus noch keine nahe Verwandtschaft ableiten. Im Gegensatz zu den

*Auricomi* haben wir bei *R. pygmaeus* nur einen Rückennerven in der Fruchtwand gefunden. Verholzungstendenz im Stengel gut, in der Fruchtwand etwas verzögert.

Typische Merkmale: Im Stengel breite, wenig tiefe Xylemgruppen, deren größte Elemente enger sind als die größten Perizykelfasern. Im Blattstiel keine invertierten Bündel. Lange Blütenachse. Blattdicke und Größe der Stomata charakteristisch (vgl. *R. alpestris*).

#### Sektion *Hecatonia* Lour.

##### 15. *R. scleratus* L.

Fundort: Bei Andelfingen am Rand eines Teiches.

1- oder 2jährig, 10—100 cm hoch. Wurzeln dünn. Wurzelstock etwas knollig verdickt. Stengel aufrecht, hohl, stark verzweigt, vielblütig, meist kahl. Laubblätter etwas fleischig, glänzend; untere gestielt, handförmig, 3—5teilig oder -schnittig, obere ungeteilt lineal. Perianthblätter zurückgeschlagen. Honigblätter schwefelgelb, sehr klein. Früchtchen 70—100 an einer Blütenachse, schwach quer-rundlich, bespitzt. Blütenachse kahl.

*Wurzel.* Epidermis und Hypodermis intakt, aber Außenrindenparenchym auch an ganz jungen Wurzeln bis auf dünne, radiäre Zellstreifen zerrissen. Fast keine Stärke. Endodermis verholzt spät. Es besteht die Möglichkeit zu sekundärem Dickenwachstum des Zentralzylinders, analog wie bei *R. arvensis*. Doch vergrößert sich der Holzkörper der Wurzel von *R. scleratus* bei weitem nicht im gleichen Maße wie dort. Die Zunahme ist häufig sehr gering, und es scheint, daß sie verzögert werden oder ganz unterbleiben kann. Weite der größten Gefäße bis ca. 24  $\mu$ .

*Wurzelstock.* Epidermis ohne Haare. Endodermis stellenweise als schwach verholzte Schicht erkennbar. Am äußern Rand des Phloems häufig verholzte Zellen und Zellgruppen. Das Xylem verschmälert sich in mehr oder weniger spitzem Keil gegen das Mark hin. In den Keilspitzen finden sich die primären Xylemgruppen, die nur Ring- und Spiralgefäße enthalten. Im Gegensatz zu *R. arvensis* liegen sie ziemlich weit auseinander, so daß eine bedeutende Zunahme der Bündelgruppen auch in tangentialer Richtung möglich ist. Hierdurch wird ihre Keilform bedingt. Im mittleren Rhizom treten ausgedehnte Anastomosen auf, wobei die Bündelstränge auch das Markgewebe durchziehen, um sich an anderer Stelle wieder zu größeren Gruppen zu vereinigen. So entstehen viele Markzellinseln. Der oberste Teil des Rhizoms weist wie gewöhnlich Stengelstruktur auf. Auch das Luftgewebe ist in der Außenrindenschicht schon wie im Stengel ausgebildet. Stärke kommt sozusagen keine vor.

*Stengel.* Querschnitt: Umriß stielrund bis undeutlich 5kantig. Kutikula sehr fein gerillt, nur mit starker Vergrößerung zu erkennen. Haare fehlen meist. Hypodermis differenziert. Außenrindenschicht aus arkadenförmigen, einschichtigen Zellreihen, welche 2—3 Lagen ungefähr 120  $\mu$  weiter Luftröhren einschließen. Die einzelnen Zellreihen der Arkaden sind so gebaut, daß sie immer zu dreien an eine gemeinsame, sechseckige Armleuchterzelle anstoßen, welche das Winkelstück zwischen drei ungenau wabenförmigen Hohlräumen bildet. Das Aerenchym setzt sich auch über die Nervenbündel hinweg fort. Gefäßbündel im Querschnitt schmal, mit hohem, gut verholztem Perizykel. (Meist 5 Fasern tief; Wanddicke 4—5  $\mu$ ; Durchmesser bis ca. 18  $\mu$  am Außenrand, einwärts enger.) Phloem und Kambium klein.

Im Xylem einige große, bei breiteren Bündeln lateral gelegene Gefäße (bis ca. 45  $\mu$  weit) und meist nur eine Reihe medianer englumiger Gefäße und Tra-



cheiden. An schmalen Bündeln kann die mediane Zone von Xylemelementen fehlen. Zuinnerst folgt eine kleine Gruppe von Vasalparenchym. Innere Bündelscheide wenig verholzt und meist schwer erkennbar.

Markstrahlen 4—9 Zellen breit, verholzt. Inneres Mark zerrissen.

**Längsschnitt:** Außenrindenparenchym aus langgestreckten schmalen Zellen. Die Luftröhren des Aerenchyms setzen sich über große Strecken fort. Die Bündel enthalten im Xylem große Tüpfelgefäße und -tracheiden und weiter innen Ring- und Spiralgefäße. Wandfenster kommen bei den getüpfelten Elementen vor, jedoch selten (Länge 27  $\mu$ , Breite 15  $\mu$ ).

**Blütenstiel. Querschnitt:** Umriß furchig. Wenige, schwach verholzte, spitze Haare. Im übrigen Struktur wie im Stengel.

**Blütenachse. Längsschnitt:** Umriß gestreckt eiförmig. Keine Haare auf dem Blütenboden. Die verholzten Fasern der Bündelscheiden enden mit dem Blütenstiel. Bündel vielfach zerteilt, entsprechend der großen Zahl von Karpellen. Sie verlaufen in einer wenige Zellen tiefen Schicht des Blütenkegels, nahe an der Peripherie. Das Mark besteht aus lockerem, dünnwandigem Parenchym mit vielen Hohlräumen.

**Blattstiel. Querschnitt** von einem halben Kreisbogen und der geraden, ventralen Stielseite begrenzt. Kanten abgerundet. Spitze, verholzte Haare nicht häufig. Ca. drei größere Gefäßbündel im Kreisbogen verteilt, außerdem etwa zwei kleinere invertiert in den seitlichen Kanten. Struktur der Bündel analog wie im Stengel, aber Perizykelscheiden nur ca. 2 Zellen tief. Aerenchym gut ausgebildet. Markstrahlzellen in der nächsten Umgebung der Bündel verholzt.

**Laubblatt. Querschnitt:** Zellen der obren Epidermis größer als die der untern. Eine Schicht Palisaden, sehr locker, wie auch das Schwammgewebe. Palisaden über den Bündeln nicht unterbrochen. Keine Nervenrinnen auf der Blattoberseite. Nerven auf der Blattunterseite deutlich vorstehend. Blattdicke ca. 175  $\mu$  bis 210  $\mu$ .

**Flächenpräparat: Oberseite:** Epidermiszellen rundlich-polygonal, höchstens schwach wellig-buchtig. Spitze Haare fast nur an Hochblättern, Länge ca. 500  $\mu$ , Breite 15  $\mu$ , Wanddicke 3  $\mu$ . Keulenhaare fehlen. **Unterseite:** Epidermiszellen schwach wellig-buchtig. Größe der Stomata 21  $\mu$ :36  $\mu$ . Spitze, verholzte Haare an Hochblättern häufig; Länge bis ca. 600  $\mu$ , Breite 15  $\mu$ .

**Kelchblatt.** Untere Epidermis ganz zusammengedrückt, reichlich behaart. Obere Epidermis hochzellig. Ränder abwärts gebogen.

**Honigblatt.** Schwefelgelb, glänzend, kleiner als die Kelchblätter; nicht behaart. Nektardrüse freiliegend, mit ventralem Wulst, der in zwei seitliche Leisten ausläuft und eine Rinne bildet. Zellen der stärkehaltigen Subepidermis nicht geneigt.

**Stamina.** Sehr kurze, kleine Staubbeutel. Am Rand des dünnen Gefäßbündels immer wieder kurze Gefäßstücke, die sich aber auch abwärts nicht fortsetzen.

**Pollen.** Körner mit drei Keimfalten. Korngröße: 21—24  $\mu$ .

**Frucht.** Fruchtwand etwas rauh, wegen der unregelmäßig vorstehenden Epidermiszellen. Unbehaart. 1 Rückennerv. Wenig Oxalat. Im Exokarp der größte Teil des Parenchyms verholzt. Fasern des Meso- und Endokarps gut entwickelt. Vom Integument nur die innere Kutikula deutlich.

Epidermis des Nuzellus stellenweise gut erhalten. Endosperm gut entwickelt.

### Charakteristik.

*R. sceleratus* zeigt Analogien einerseits zu den im Wasser wachsenden *Flammulae* und andererseits zum 1jährigen *R. arvensis*. Außenrindenschicht des Stengels breit und von vielen Luftkanälen durchzogen; doch entstehen diese bei

den *Flammulae* durch teilweises Kollabieren der Zellen zugunsten der Interzellularen oder durch Zerreißen ganzer Zellkomplexe, sekundär. Bei *R. sceleratus* gehören die Luftkanäle zur primären Strukturanlage, was schon daraus hervorgeht, daß sie bereits im jungen Teil des Rhizoms fertig durchgebildet sind. Außerdem zeigt das Aerenchym eine sehr feine, regelmäßige Struktur, an der sich alle Elemente beteiligen, ohne daß einzelne von ihnen verloren gehen oder in ihrer Funktion gehemmt werden. Die Analogie mit *R. arvensis* fällt vor allem bei den Wurzelorganen auf. Die Möglichkeit zum sekundären Dickenwachstum der Seitenwurzeln besteht ebenfalls. Doch wird sie bei *R. arvensis* viel intensiver ausgenützt als bei *R. sceleratus*. Der Wurzelstock zeigt die typischen Merkmale der einjährigen Spezies: große, primäre Xylemgruppen, starke sekundäre Vermehrung der Bündelelemente. Sehr wenig Stärke. Während bei *R. arvensis* eine Zunahme der Gefäßbündelgruppen fast nur in radiärer Richtung möglich ist, steht hier auch in tangentialer Richtung genügend Raum offen, und die Bündelgruppen verbreitern sich keilförmig nach außen. Die vielfachen Anastomosen im oberen Teil des Wurzelstockes erinnern an das Rhizom von *R. Flammula*, doch mag es sich hier um eine zufällige Analogie handeln.

Die Verholzungstendenz von *R. sceleratus* ist ziemlich stark, aber die inneren Bündelscheiden verholzen später als der Perizykel.

**Typische Merkmale:** Im Rhizom keilförmige Bündelgruppen. Im Stengel fein durchgebildetes Aerenchym der Außenrindenschicht. Schmale Gefäßbündel. Keulenhaare, auch von der Art, wie sie bei *R. arvensis* auftreten, fehlen allen Blattorganen. Honigblätter sehr klein, Zellen der stärkehaltigen Subepidermis nicht geneigt. Blütenkegel länglich-eiförmig, kahl, mit vielfach verzweigten Bündeln und sehr zahlreichen, kleinen, ebenfalls kahlen Früchtchen.

## Sektion *Thora* DC.

### 16. *R. Thora* L.

**Fundorte:** bei den Denti della Vecchia oberhalb Sonvico (Tessin) und Val Cluozza (Graubünden).

Ausdauernd, 5—16 cm hoch. Wurzelfasern fleischig verdickt. Stengel 1- bis mehrblütig. Rhizom dünn. Grundblätter meist fehlend, d. h. der Blattstiel setzt sich aufwärts in den Stengel fort, und das erste Blatt wird so zum sitzenden, meist ganz ungestielten Stengelblatt. Dieses ist kreisrundlich oder nierenförmig, zählig oder eingeschnitten gekerbt. Zweites Stengelblatt handförmig, 3—5lappig, die folgenden lanzettlich. Honigblätter gelb glänzend, fast kreisrundlich, etwas benagelt. Früchtchen wenige, fast kugelig, kurzschnabelig.

**Wurzel.** Epidermis dickwandig. Äußere Rindenschichten stark zerrissen; gegen den Zentralzylinder hin Außenrindengewebe intakt, in radiären Zellreihen angeordnet. Stärkekörner in Klumpen, die meisten wahrscheinlich zusammengesetzt. Einzelkörner von ca. 6  $\mu$  Durchmesser, zusammengesetzte von ca. 9  $\mu$ . Von der Endodermis oft nur einzelne Zellen verholzt. Im Zentralzylinder finden sich nicht, wie gewöhnlich, die größten sekundären Xylemelemente, sondern kleine faserartige, stark verholzte Zellen. Gefäße bis ca. 24  $\mu$  weit.

**Rhizom.** Rhizom nicht behaart. Es ist ausgesprochen arm an verholzten Elementen. Als Endodermis kann eine Schicht angesprochen werden, die weniger Stärke enthält als die benachbarten Zellen. Selbst fertig abgeteilte Gefäßbündel besitzen noch keine Holzfaserbeläge. Dies überrascht, wenn man die Bündelstruktur im Stengel vergleicht. Stärkevorkommen wie in der Wurzel.



*Stengel* = meistens identisch mit dem Blütenstiel. Querschnitt: Umriß rundlich oder abgerundet-kantig. Kutikula auffallend dick, nicht gerillt. Haare fehlen. Außenrindengewebe ziemlich dicht, nur von kleinen Interzellularen durchsetzt, sehr chlorophyllreich. Meist weniger als 10 Gefäßbündel. Perizykelscheiden außerordentlich stark entwickelt. Sie umfassen bis zu 9 Zellschichten (Durchmesser der Fasern von  $6\ \mu$  bis zu  $18\ \mu$  am äußern Rand und mehr, Wanddicke ca.  $4\ \mu$ ). Phloem ziemlich unregelmäßig gebaut und im Querschnitt nicht rundlich, wie bei andern Arten, sondern spitz-oval mit der längeren Achse in tangentialer Richtung gestellt. Das Kambium weist dieselbe Eigentümlichkeit auf wie bei *R. Flammula*. Seine gegen das Xylem gelegenen Elemente degenerieren nach abgeschlossenem Bündelwachstum und verholzen so stark, daß fast kein Lumen mehr offen bleibt und sie engen Perizykelfasern gleichen. Mit diesen zusammen bilden sie ebenso wie bei *R. Flammula* einen festen, hier mehr ovalen, lückenlosen Ring um das Phloem. Dann folgt die übliche Anordnung des Xylems in drei radialen Zonen. Der mediane Streifen ist besonders breit und reich an Elementen, während sich seitlich meist nur je 1 oder 2 große Gefäße (Weite ca.  $24\ \mu$ ) finden. Zuinnerst folgt etwas Vasalparenchym und die nur schwach verholzte innere Faserscheide. Markstrahlen 4—6 Zellen breit. Markstrahlzellen kaum verholzt. Innere Markzellen groß, wenig zerrissen.

Längsschnitt: Die Gefäßbündel enthalten im Xylem in der jüngsten Zone enge, faserförmige Elemente, mit verholzten, wenig getüpfelten Wänden und verkümmerten Zellkernen, dann eigentliche Tüpfeltracheiden mit regelmäßiger und stärker durchbrochenen Wänden, Ringgefäße und am zahlreichsten Spiralgefäße. Wandfenster in Tüpfelgefäßen und Tracheiden selten ( $6\ \mu : 9\ \mu$ ).

*Blütenachse*. Längsschnitt: Der Blütenkegel ist, entsprechend der kleinen Zahl der Karpelle (3—5) nicht groß. Haare kommen keine vor. Gefäßbündel wenig zerteilt und in der Blütenachse tief verlaufend.

*Blattstiel* kommt bei *R. Thora* nicht vor. Blätter sitzend.

*Laubblatt*. Querschnitt: Epidermis beiderseits sehr kräftig, mit starker Kutikula. Keine Haare. Eine Palisadenreihe deutlich entwickelt, gelegentlich vielleicht noch eine zweite Schicht ausgebildet. Über den größeren Nerven Palisaden unterbrochen, doch kommt es nicht zur Bildung von Nervenrinnen. Faserscheiden der Gefäßbündel besonders auf der Phloemseite kräftig verholzt. An der Blattunterseite treten die Nerven höchstens sehr flach vor, Rippen werden nicht gebildet. Oxalatkristalle vorhanden. Daneben finden sich braungelbe, igelförmige Drusen, besonders häufig über und unter den Hauptgefäßbündeln und in der Umgebung der kleinen Blättzähne, aber auch im ganzen Gewebe des Blattes, sowohl in den Zellen wie in den Interzellularen (vgl. allgem. Abschnitt über das Blatt). Blattdicke ca.  $230\ \mu$ .

Flächenpräparat: *Oberseite*: Epidermiszellen unregelmäßig polygonal oder abgerundet, nicht wellig-buchtig. Keine Haare. *Unterseite*: Epidermiszellen schwach wellig-buchtig. Größe der Stomata:  $33 : 45\ \mu$ . Die gelbbraunen Drusen von *Anemonin* lassen sich im Flächenschnitt ebenfalls gut nachweisen. Sie lösen sich leicht in NaOH 15 % und in  $H_2SO_4$  conc. mit kanariengelber Farbe. Mit HCl conc. keine Reaktion. (Vgl. Abb. 16.)

*Kelchblatt*. Kielförmig, mit abwärts eingerollten Seiten. Keine Haare. Mesophyll stärkehaltig.

*Honigblatt*. Gelb glänzend. Unterseite mit vielen Spaltöffnungen und darüber liegenden Atemhöhlen. Keine Haare. Form des Honigblattes meist streng symmetrisch, an der Basis zu kurzem Nagel ausgezogen. Darüber folgt eine Einschnürung und dann erst die Nektardrüse mit viel Sekretionsgewebe. Im Längsschnitt erscheint das Honigblatt an dieser Stelle bauchig verdickt. Ventrale Honigschuppe als Tasche oder nur als Wulst ausgebildet. Subepidermale Stärkeschicht vorhan-

den; sie besteht am Rand aus einer, in der Mitte des Honigblattes aus zwei Lagen von großen, langgestreckten Zellen ohne Neigung.

*Stamina*. Kleine Staubbeutel, Gefäßbündel an der Spitze wie ausgefranst.

*Pollen*. Pollen mit 3 Keimfalten. Korngröße : (18)—33  $\mu$  (—39  $\mu$ ). Viele Körner geschrumpft.

*Frucht* (vgl. Abb. 19). Fruchtwand unbehaart. Äußere Epidermis scharf gerillt. Form der Frucht im Querschnitt wulstig-furchig, die Wülste ohne erkennbare Beziehung zu den zahlreichen Gefäßbündeln, welche die Seiten der Fruchtwand durchziehen. Kleine Oxalatdrusen im Exokarp. Im Mesokarp ziemlich breite Faserschicht angelegt. Sie verholzt relativ spät, ebenso wie auch das Endokarp. Innere Epidermis des Integumentes mit dunkel färbbarem Zellinhalt. Epidermis des Nuzellus über der Chalaza und längs dem Funikulus 2—3schichtig. Embryosack noch vorhanden.

### Charakteristik.

*R. Thora* steht bei den von uns untersuchten *R.*-Arten völlig allein. Schon morphologisch fällt er durch merkwürdigen Wuchs auf. Das nierenförmige, gezähnte Blatt erinnert äußerlich an die Grundblätter der *Auricomi*. Die Wurzel unterscheidet sich in der Struktur des Zentralzylinders auffallend von allen andern Arten. Im Rhizom steht das beinahe völlige Fehlen verholzter Faserelemente im Gegensatz zur Struktur des Stengels. Hier bildet sich an jedem Bündel ein außerordentlich starker Faserring um das Phloem, während die innere Faserscheide und das Grundgewebe wenig verholzen. Eine ähnliche Erscheinung beobachteten wir in geringerem Maße bei *R. Flammula* (vgl. Abb. 10). Im Blatt von *R. Thora* sind die Palisaden wenig entwickelt, wenn man andere alpine *R.*-Arten zum Vergleich zieht. Honigblatt ohne freistehende Honigschuppe. Ausbildung der subepidermalen Stärkeschichten der Oberseite typisch. Die Fruchtwand gleicht in ihrer Innervierung derjenigen der Sektionen *Leucoranunculus*, *Ranuncella* und *Graminifolius* weitgehend, doch ist sie wulstig-rauh. Die Epidermis des Nuzellus unterscheidet sich durch ihre Mehrschichtigkeit von jener aller übrigen von uns untersuchten Arten. *R. Thora* ist völlig unbehaart.

Typische Merkmale: In der Wurzel faserartige Elemente im Zentrum des Zentralzylinders. Im Stengel Bündelquerschnitt charakteristisch. Am Laubblatt Fehlen von Nervenrinnen und -rippen (vgl. *Auricomi*). Blütenachse kahl, mit nur wenigen Gefäßbündeln (vgl. *R. arvensis*).

### Sektion *Epirotes* Prantl.

#### 17. *R. alpestris* L.

Fundort: Alp Lavtina (Weißtannen). Herbarexemplar von Marangun (Scarltal).

Ausdauernd, 5—16 cm hoch. Rhizom ziemlich dick. Stengel dünn, gefurcht. Grundblätter im Umriß herzförmig-rundlich, 3—5spaltig, mit vorn eingeschnittenen, gekerbten, verkehrteiförmigen Zipfeln. Perianthblätter weißlich, fast häutig. Honigblätter weiß, matt. Früchtchen mit langem, hakigem Schnabel.

*Wurzel*. Epidermis deutlich, Hypodermis nur schwach verholzt. In der Außenrinde wenig Stärke gefunden. Rundliche oder eiförmige Körner bis ca. 9  $\mu$  lang. Tangential gestreckte Endodermiszellen mit holzig verdickten und gestreiften Radiärwänden. Größte Gefäße bis ca. 21  $\mu$  weit.



*Rhizom.* Epidermis unbehaart. Sehr wenig sklerenchymatische Elemente im Rhizom. Selbst die Endodermis meist unverholzt und schwer differenzierbar. Stärke ziemlich viel, von derselben Form wie in der Wurzel.

*Stengel* = Blütenstiel. *Querschnitt*: Umriß stark furchig, mit einer oder mehreren tiefen, spitzwinkligen Rinnen. Kutikula unregelmäßig, stellenweise glatt, meist schartig gewellt bis gerillt. Keine Haare. Außenrindengewebe stark aerenchymatisch, reich an Chlorophyll. Nur wenige Gefäßbündel (ca. 5); Perizykelscheiden 3—4 Zellen tief (Wanddicke der Fasern ca.  $2\ \mu$ , Durchmesser ca.  $21\ \mu$  und mehr). Phloem ziemlich unregelmäßig. Kambiumzone breit. Xylemelemente sehr englumig, die größten, lateralen mit einem Durchmesser von ca.  $12\text{--}15\ \mu$ ; ihr Lumen ist also geringer als das der Perizykelfasern, ebenso wie bei *R. pygmaeus*. Es folgt eine Gruppe von Vasalparenchym und die verhältnismäßig sehr großzellige, schwach verholzte innere Bündelscheide. Markstrahlen 4—12 Zellen breit, spät verholzend. Inneres Mark zerrissen.

*Längsschnitt*: In den Gefäßbündeln herrschen Spiral- und Ringgefäße vor; außerdem treten noch Netzleistengefäße und Tracheiden mit stark durchbrochenen Wänden auf.

*Blütenachse.* *Längsschnitt*: Umriß entspricht dem eines kurzen Kegels. Haare fehlen. Die Gefäßbündel durchziehen die Blütenachse ziemlich gleichmäßig; das innere Mark nimmt wenig Raum ein und ist etwas zerrissen.

*Blattstiel.* *Querschnitt*: Umriß flach, nierenförmig. Das größte Bündel liegt im Zentrum, der Stielrinne gegenüber. Invertierte Bündel kommen nicht vor.

*Blatt.* *Querschnitt*: Epidermen mit kräftiger Kutikula. Palisaden kurz, aber 2—3 Schichten tief, über den größeren Bündeln unterbrochen. Schwammgewebe ziemlich dicht. Blattoberseite mit Nervenrinnen, Unterseite ohne Rippen. Blattdicke ziemlich variabel, von ca. 430 bis ca. 500  $\mu$  (vgl. *R. pygmaeus*).

*Flächenpräparat*: *Oberseite*: Epidermiszellen wellig-buchtig; keine Haare. *Unterseite*: Epidermiszellen stark wellig-buchtig, mit knotigen Verdickungen der Vertikalwände. Keine Haare. Größe der Stomata:  $36\ \mu : 51\ \mu$  (vgl. *R. pygmaeus*). Unsere Exemplare von Weißtannen waren alle völlig kahl, ebenso ein vergleichsweise untersuchtes Blatt vom Piz Sol. Doch lag uns zufällig ein Blatt eines *R. alpestris* unbekannter Herkunft zur Untersuchung vor, welches beidseitig behaart war. Auf der Oberseite fanden sich wenige spitze, verholzte Haare von bis  $550\ \mu$  (meist nur ca.  $300\ \mu$ ) Länge und  $18\ \mu$  Breite,  $4\ \mu$  Wanddicke und daneben dünnwandige Keulenhaare von  $165\ \mu$  Länge und  $33\ \mu$  Breite. Beide Haarformen selten. Auf der Unterseite verholzte, spitze Haare von bis zu  $850\ \mu$  Länge und ca.  $30\ \mu$  Breite. Zahlreiche Haarnarben, kenntlich an der strahligen Anordnung der Epidermiszellen, lassen auf bedeutend stärkere Behaarung des jungen Blattes schließen.

*Kelchblatt.* Nicht behaart. Mesophyll stark zerrissen.

*Honigblatt.* Weiß, matt, herzförmig. Epidermis beiderseits glatt, unbehaart. Honigblattbasis mit kurzem Nagel, zuunterst verdickt. Nektarium mit ventralem Wulst, ohne freie Honigschuppe. In der Subepidermis fast keine Stärke.

*Stamina.* Filament breiter als Konnektiv.

*Pollen.* Körner mit 3 Keimfalten. Korngröße:  $21\text{--}24\ \mu$ .

*Frucht.* Fruchtwand etwas rauh wegen der vorgewölbten Epidermiszellen. 1 Rückennerv. Oxalat vorhanden. Mesokarp nur 2—3schichtig, spät verholzend. Endokarp dickwandig, ebenfalls spät verholzend. Endosperm noch nicht angelegt.

### Charakteristik.

*R. alpestris* ist der einzige Vertreter, welcher uns von den *Epirotes* zur Untersuchung vorlag. Er weist keine sehr charakteristischen Merkmale auf. Auffallend ist die Ähnlichkeit der Stengelstruktur mit *R. pygmaeus*. Gute Unterscheidungsmerkmale finden sich am Blatt (Blattdicke, Größe der Stomata) und an der Blütenachse. Die Verholzungstendenz ist bei *R. alpestris* gering.

Typische Merkmale: Kleinheit der Organe. Blütenachse kurz, kegelförmig (vgl. *R. pygmaeus*).

### Sektion *Leucoranunculus* Boiss.

#### 18. *R. aconitifolius* L.

Fundorte: Egelsee/Dietikon, Etzel.

Ausdauernd, 20—130 cm hoch. Grundachse dick, Hauptstengel kräftig, verzweigt. Grundblätter 3—7teilig oder -schnittig; Abschnitte bis auf den Blattstiel geteilt, spitz, ungleich gesägt, etwas behaart. Stengelblätter gezähnt. Honigblätter weiß, matt. Fruchtboden fast kegelförmig, behaart.

**Wurzel.** Epidermis und Hypodermis leicht verholzt. Die Radiärwände der Hypodermis weisen eine kräftige Radiärstreifung auf. Einwärts folgt eine weitere stärkefreie, aber unverholzte Zellschicht, dann das stärkereiche Außenrindenparenchym. Es finden sich hauptsächlich lange Stärkekörner mit exzentrischem Kern, von welchem aus eine Furche das ganze Korn durchzieht. Daneben rundliche Formen, deren Kern meist 3spaltig, oft auch winklig oder kreuzförmig ist. Durchmesser der großen runden Körner bis ca. 27  $\mu$ , langgestreckte Körner bis ca. 27  $\mu$  lang und ca. 7  $\mu$  breit. Die Endodermis hat die gleiche Struktur wie die Hypodermis: ihre Radiärwände sind in radiärer Richtung gestreift, wobei schwach verholzte Leisten mit dünnwandigeren Zellulosestreifen abwechseln. Innerhalb der Endodermis folgen noch 1—2 weitere stärkefreie, aber unverholzte Zellschichten. Durchmesser der größten Gefäße bis ca. 15  $\mu$ . Ältere Wurzeln haben einen furchigen äußern Umriß, wobei die Kanten mit den Phloemgruppen zu korrespondieren scheinen. Ihr Außenrindenparenchym ist nur in den äußersten Zellschichten und in der Nähe des Zentralzylinders intakt. Dazwischenliegende Elemente verzogen und zerrissen.

**Rhizom.** Rhizom im Vergleich mit jenem anderer Spezies sehr groß. Epidermis und Hypodermis meist unversehrt. Keine Haare darauf gefunden. Beide Zellschichten leicht verholzt, die Hypodermis gestreift wie in der Wurzel. Auch die äußersten Außenrindenschichten verholzen mit der Zeit etwas. Im Zentralzylinder finden sich oft mehrere Streifen von Bündelelementen übereinander, von denen aber nur der äußerste funktionstüchtig ist. Endodermis meist am äußern und am innern Rand der Bündelgruppen gleichmäßig verholzt. Die Verholzung beginnt an der Radiärwand, doch ist eine besondere Wandstruktur der Endodermis hier weniger deutlich sichtbar als an der Wurzel. Mit der Zeit verholzen auch mehrere Zellschichten, doch bilden sich keine großen verholzten Gruppen. Wenig Stärke gefunden, meist kleine Einzelkörner.

**Stengel.** Querschnitt (vgl. Abb. 6): Umriß stielrund. Kutikula fast glatt, nur stellenweise unregelmäßig gewellt. Haare sind selten oder fehlen. Gefäßbündel zahlreich. Perizykelscheiden 3—6 Fasern tief (Durchmesser bis ca. 21  $\mu$ , Wanddicke ca. 4  $\mu$ ). Größte Gefäße im Xylem bis ca. 48  $\mu$  weit. Markstrahlen 2—6 Zellen breit. Der Stengelquerschnitt gleicht dem von *R. Steveni* und kann von diesem nicht unterschieden werden.



**Längsschnitt** (vgl. Abb. 14): Hier ist die Unterscheidung von *R. Steveni* möglich. Im Xylem treten bei *R. Steveni* Spiral-, Ring- und Tüpfelgefäße auf, letztere mit feinen, oft sehr regelmäßig schräg versetzten Tüpfelreihen. Bei *R. aconitifolius* finden sich außerdem noch lateral gelegene Netzleistengefäße, und die Tüpfelgefäße unterscheiden sich in der Struktur von denen bei *R. Steveni*. Ihre Wände sind stärker durchbrochen, die Tüpfel kreisrund (Durchmesser ca.  $6\ \mu$ ) oder schlitzförmig quergestellt (Breite ca.  $5\ \mu$ , Länge bis  $15\ \mu$ ), oder tropfenförmig und dann reihenweise gegeneinander versetzt, so daß ihre Spitzen einander zugewandt sind. Solche tropfenförmige Tüpfel kommen, etwas weniger häufig, auch bei *R. montanus* und *R. bulbosus* vor, aber nicht bei *R. Steveni*. In den Tracheiden des jüngern Xylems scheinen Wandfenster bei *R. aconitifolius* wenigstens im Stengel zu fehlen.

**Blütenstiel.** Querschnitt: Stielrund. Spitze, verholzte Haare vorhanden. Gefäßbündel nahe an der Peripherie gelegen. Struktur wie im Stengel.

**Blütenachse.** Längsschnitt: Blütenkegel ziemlich kurz. Auf der ganzen Achse reichlich spitze, verholzte Haare inseriert (vgl. Sektion *Chrysanthe*). Die Gefäßbündel durchziehen die Blütenachse ziemlich gleichmäßig, nur im obersten Teil nimmt das innere Mark größeren Raum ein. Wände der Gefäße und Tracheiden weniger stark durchbrochen als im Stengel. Dafür treten außer den Tüpfeln noch größere Wandfenster auf (Größe:  $9\ \mu$  :  $12\ \mu$ ). Die Perizykelscheiden der Bündel enden mit dem Blütenstiel. Die Region der unteren Blütenorgane ist außergewöhnlich hoch und beansprucht  $\frac{2}{3}$  der Höhe der ganzen Blütenachse, während den Karpellen nur  $\frac{1}{3}$  verbleibt.

**Blattstiel.** Querschnitt: Rundlich-herzförmig, mit spitzwinklig eingeschnittener Stielrinne. Gefäßbündel kreisförmig angeordnet, eines davon direkt unter der Stielrinne. Diese Anordnung haben wir bei keiner andern Spezies beobachtet. Struktur im übrigen wie im Stengel.

**Laubblatt.** Querschnitt: Obere Epidermis großzelliger als die untere. Haare vorhanden, auf der Unterseite häufiger, oberseits meist nur über den Nerven. Eine gut ausgebildete, aber ziemlich niedere Palisadenschicht, über dem Hauptnerven unterbrochen. Schwammgewebe sehr locker. Bündelscheiden im Blatt auf der Xylemseite stärker verholzt. Hauptnerven unterseits in starken Rippen vorspringend, Oberseite mit tiefen Nervenrinnen. Blattdicke ca.  $170\ \mu$ .

**Flächenpräparat:** *Oberseite:* Epidermiszellen schwach wellig-buchtig. Spitze, verholzte Haare nicht sehr zahlreich. Zwillingshaare kommen vor. Verteilung hauptsächlich auf und neben den Nerven und am Blattrand. Länge bis ca.  $300\ \mu$ , aber auch weniger; Breite: ca.  $15\ \mu$ , Wanddicke ca.  $3\ \mu$ . Keulenhaare: fehlen in der für die Gruppe *Chrysanthe* typischen Form. Dagegen kommen über den Nerven zahlreiche spitze, zartwandige Haare vor, an denen nur der zwischen die Epidermiszellen eingelassene Teil der Basis etwas verholzt ist. Im freistehenden Teil des Haares findet sich ein lebender Zellkern und plasmatischer Zellinhalt, der sich mit Thionin lebhaft rot färbt. In diesem Verhalten sowie in der Verteilung dieser Haarform besteht eine wesentliche Analogie zu den Keulenhaaren der Vertreter von Sektion *Chrysanthe*. *Unterseite:* Epidermiszellen wellig-buchtig. Spitze, verholzte Haare reichlich, am häufigsten auf den Nerven. Zwillingshaare kommen vor. Länge sehr verschieden, bis ca.  $1000\ \mu$ . Wanddicke z. T. sehr gering. Manche Haare sind ungleichmäßig verholzt und färben sich mit Thionin breit querstreifig. Stomata  $27\ \mu$  :  $36\ \mu$ .

**Kelchblatt.** Die Kelchblätter fallen sehr früh ab. Unterseite stark behaart. In der Basis sehr viel Stärke im Mesophyll und eine Stärkescheide um jedes Gefäßbündel. Weiter vorn nur noch einzelne Zellen mit Stärke angefüllt.

**Honigblatt.** Weiß, matt. Oberseite stark papillös, Papillen bis  $45\ \mu$  hoch (ganze Zelle). Unterseite glatt, unbehaart. Nektarium mit gut entwickelter, ven-

traler Nektartasche und innerviertem, dorsalem Lappen, wie bei *R. gramineus*. Die Oberseite des dorsalen Lappens ist papillös wie das Honigblatt selbst. Eine lokalisierte Stärkeschicht fehlt, doch kommt im Mesophyll ziemlich viel Stärke vor, auch im dorsalen Auswuchs.

*Stamina*. Staubbeutel kurz. Gefäßbündel im Konnektiv stark verdickt.

*Pollen*. Körner mit 3 Keimfalten. Korngröße : 24—30  $\mu$ .

*Frucht*. Fruchtwand glatt, unbehaart. Oxalatkristalle kommen vor. Exokarp in der Längsrichtung reichlich geadert. Mesokarp kräftig verholzt, aus ca. 3 Faserschichten, die stark getüpfelt sind. Auch Endokarp stark getüpfelt. Integument gut entwickelt, mit schöner innerer Epidermis. Epidermis des Nuzellus aus großlumigen Zellen. Endosperm groß, Embryo in Entwicklung begriffen.

### Charakteristik.

*R. aconitifolius* scheint uns als Spezies interessant, weil er morphologisch weniger spezialisiert ist als andere Arten, und weil er anderseits keine besonders auffälligen, degenerativen Erscheinungen aufweist. Die Verholzungstendenz ist stark und gleichzeitig gut begrenzt, der Stengelquerschnitt ziemlich regelmäßig. In der Blütenregion haben wir keine Mißbildungen beobachtet, dagegen scheint eine ursprünglichere Honigblattform erhalten geblieben zu sein als bei den Vertretern von *Chrysanth*e, mit denen *R. aconitifolius* besonders in der Stengelstruktur große Ähnlichkeit zeigt. Die Entwicklung der Samenanlage erfolgt verhältnismäßig rasch.

Typische Merkmale: In Wurzel und Rhizom die Ausbildung der Hypodermis und Endodermis sowie die Stärkeformen. Im Längsschnitt des Stengels Wandstruktur der Tüpfelgefäße (vgl. *R. Steveni*). Im Blattstiel Anordnung der Gefäßbündel. Auf der Blattoberseite Vorkommen spitzer, zartwandiger Haare mit lebendem Zellinhalt (vgl. *Chrysanth*e). Form der Blütenachse und Verteilung der Behaarung.

### Sektion *Ranuncella* Spach.

#### 19. *R. parnassifolius* L.

Fundort : Val Cluoz; Herbarexemplar vom Piz Padella.

Ausdauernd, 5—15 cm hoch. Stengel wollig behaart. Grundblätter herzeiförmig, oberseits wollig. Perianthblätter behaart. Honigblätter außen oft rötlich überlaufen. Fruchtschnabel hakig.

*Wurzel*. Epidermis und Hypodermis verholzt, letztere trotzdem sehr dünnwandig. Streifung der Radiärwände an der Hypodermis erkennbar, jedoch nicht sehr deutlich. In der Außenrindenschicht Stärkekörner, die in der Form jenen von *R. aconitifolius* gleichen, aber kleiner und meist weniger schön ausgebildet sind. Bei länglichen Körnern oft an beiden Enden ein optisch aktiver Kern, ohne daß eine Fuge vorhanden wäre wie sonst bei zusammengesetzten Körnern, die später zerfallen. Durchmesser der runden Körner ca. 10  $\mu$ , längliche Körner bis ca. 15  $\mu$  lang und ca. 7  $\mu$  breit. An der Endodermis verholzte Radiärleisten der Radiärwände sichtbar. Gefäße des Xylems bis ca. 24  $\mu$  weit.

*Rhizom*. Epidermis mit sehr vielen spitzen, verholzten Haaren. Endodermis stellenweise wenig verholzt, dann mit deutlich gestreiften Radiärwänden, wie in der Wurzel. Das Grundgewebe enthält sehr viel Stärke. Formen der Stärkekörner wie in der Wurzel. Der obere Teil des Rhizoms wird zwiebelartig von zahlreichen Blattscheiden umhüllt.



*Stengel* = Blütenstiel. Querschnitt: Umriß stielrund. Kutikula dick, scharf und gleichmäßig gerillt. Spitze Haare vorhanden, die nur schwache Holzreaktion geben. Sie sind ohne lebenden Zellinhalt. Außenrindenparenchym ziemlich dicht. Gefäßbündel meist mehr als 10, von rundlicher Form. Perizykelscheiden ca. 3 Zellen tief, gut ausgebildet und verholzt (Durchmesser ca. 18–21  $\mu$ , Wanddicke ca. 3  $\mu$ ). Phloem und Kambium nehmen zusammen ziemlich viel Raum ein. Das Xylem besteht aus drei radialen Zonen, wobei die weitesten Gefäße, wie gewöhnlich, lateral liegen (größte Weite bis ca. 21  $\mu$ ). Die an das Kambium anschließende jüngste Xylemschicht besteht aus engen Tracheiden mit faserartig dicken Wänden. Die Vasalparenchymgruppe ist auffallend schmal, oft auf eine einzige Zellreihe beschränkt, setzt sich aber seitlich über den Rand des Xylems bis zum Kambium hin fort, ähnlich wie bei den *Auricomi*. Nur ist hier diese Struktureigenheit nicht ganz so konsequent durchgeführt, und der unverholzte Gürtel wird häufig durch eine verholzte Zelle unterbrochen. Die innere Bündelscheide ist verholzt, die Markstrahlzellen ebenfalls, jedoch nicht stark. Markstrahlen 4–7 Zellen breit. Inneres Mark wenig zerrissen.

Längsschnitt: Perizykelfasern und Phloem enthalten Zellkerne von bis zu 81  $\mu$  Länge. Die engen faserartigen Xylemelemente sind Tüpfeltracheiden, die weiten lateralen Netzleistengefäße, die mittleren Ring- und größtenteils Spiralgefäße.

*Blütenachse*. Längsschnitt: Umriß ziemlich langgestreckt. Ca. die Hälfte der Länge wird von den untern Blütenorganen beansprucht. Auf der Spitze der Blütenachse lange, verholzte Haare. Die Perizykelscheiden enden mit dem Blütenstiel. Die Gefäßbündel verlaufen ziemlich tief, doch nimmt im oberen Teil das stark aerenchymatische Mark ziemlich viel Raum ein. Die Region der unteren Blütenorgane ist nicht, wie gewöhnlich, ungefähr zylindrisch, sondern springt in mehreren Wülsten vor, die sich über die Austrittstellen der Gefäßbündel (= Anwachsstelle der Organe) vorwölben. In der Region der Karpelle ist das zwischen den Gefäßbündeln liegende Parenchym in der Randzone stark aerenchymatisch und zerrissen, ähnlich wie das Mark.

*Blattstiel*. Querschnitt: Umriß flach bohnenförmig, ohne eigentliche Stielrinne. Lange spitze Haare. Perizykelscheiden etwas reduziert. Markstrahlzellen vielfach zerrissen. Auf der ventralen Stielseite mehrere kleine, invertierte Bündel.

*Laubblatt*. Querschnitt: Obere Epidermiszellen etwas größer als die untern. Palisadenreihen sehr hoch, etwa 3 Schichten übereinander, gelegentlich noch mehr. Über den Hauptbündeln werden sie alle unterbrochen, über den kleinen Bündeln nicht, oder nur die obersten Schichten. Das Schwammgewebe ist locker, seine Zellformen nähern sich aber oft stark denen der Palisaden. Die Mehrzahl der Bündel klein und tiefliegend. Auf der Oberseite finden sich über den größeren Nerven schmale, tiefe Rinnen, auf der Unterseite häufig flache Einbuchtungen; vorstehende Rippen kommen nicht vor. Blattdicke bis ca. 750  $\mu$  und mehr.

Flächenpräparat: *Oberseite*: Epidermiszellen nicht wellig-buchtig, in verschiedenen Richtungen gestreckt oder unregelmäßig. Spitze Haare häufig, oft Zwillingsstrichome. Länge ca. 2500  $\mu$  und mehr, Breite ca. 15  $\mu$ , Wanddicke 3  $\mu$ . Es sind die längsten Haare, die wir bei den Hahnenfüßen beobachtet haben. Keulenhaare fehlen. Stomata auf der Blattoberseite außerordentlich zahlreich. Größe: 39 : 54  $\mu$ . *Unterseite*: Epidermiszellen schwach wellig-buchtig. Spitze Haare selten oder fehlend. Stomata nicht ganz so zahlreich wie auf der Blattoberseite. Größe: 45 : 66  $\mu$ , das heißt, sie sind hier ausnahmsweise unterseits größer als oben, und das Verhältnis der Anzahl ist ebenfalls umgekehrt wie sonst.

*Kelchblatt*. An unseren Exemplaren vor dem Aufblühen grün, fleischig, nachher blütenblattartig, weißlich, mattglänzend. Wenige spitze, verholzte Haare. Am Herbarexemplar vom Piz Padella Kelchblätter etwas rötlich gefärbt.

*Honigblatt*. Weiß, matt, oft in unvollständiger Zahl vorhanden, Unterseite zuweilen rötlich überlaufen. Die Exemplare aus dem Val Cluozza entwickelten überhaupt keine Honigblätter.

Am Herbarexemplar vom Piz Padella Honigblätter weiß, mit dorsalem Lappen und ventraler Schuppe. Epidermis nicht oder kaum papillös.

*Stamina*. Konnektiv breiter als das Filament. Verdickung der Gefäßbündel deutlich.

*Pollen*. Pollenkörner mit 4 Keimfalten, daneben zahlreiche Körner mit 3 Keimfalten. Korngröße: (12)—24—33  $\mu$ . Viele nicht quellfähige Körner.

*Frucht*. Fruchtwand glatt, unbehaart. Außer dem Rückennerven noch mehrere, in den Seiten der Frucht aufwärtslaufende Gefäßbündel. Oxalat in länglichen Sphärokristallen im Exokarp verstreut. Faserschichten des Mesokarps gut entwickelt und verholzt, desgleichen das Endokarp.

Innere Epidermis des Integumentes sehr deutlich. Ihr Zellinhalt färbt sich mit Thionin dunkelblau, die Zellwände selbst bleiben hell. Sie sind gerippt, die Verdickungsleisten springen aber in das Zellumen hinein vor, während die Kutikularseite glatt ist. Das Endosperm ist fertig entwickelt, und der in der Entwicklung begriffene Embryo hebt sich als dunkel gefärbte Zellkugel ab.

### Charakteristik.

*R. parnassifolius* steht als stark spezialisierte Art ziemlich allein. Es ist interessant festzustellen, daß *R. parnassifolius* starke Analogien mit den *Auricomi* aufzuweisen hat. Der ähnliche Gefäßbündelquerschnitt im Stengel ist ein solches Merkmal, dann die teilweise oder vollständige Rückbildung der Honigblätter und die Mischkörnigkeit des Pollens.

Dagegen ist die Verholzungstendenz gut, und die Entwicklung des Endosperms erfolgt frühzeitig.

Typische Merkmale: In Wurzel und Rhizom Form und Größe der Stärkekörner (vgl. *R. aconitifolius*). Am Stengel dicke, scharf und gleichmäßig gerillte Kutikula. Bündelquerschnitt. Am Laubblatt bis 2500  $\mu$  lange, spitze Haare; mehrere hohe Palisadenschichten; Stomata oberseits zahlreicher und kleiner als auf der Blattunterseite; Blattdicke bis ca. 750  $\mu$ . Form und Behaarung der Blütenachse.

### Sektion *Graminifolius* n. s.

#### 20. *R. pyrenaicus* L.

Aus dem botanischen Garten Schynige Platte. Herkunft: Wallis. Herbarexemplar vom Fextal und von Les Baux am St-Bernard.

Ausdauernd, 8—30 cm hoch. Wurzelfasern dick. Rhizom dünn, kurz. Stengel 1—7blütig, Blätter grasförmig, Blütenstiel oben wollig behaart. Perianthblättchen kahl; Honigblätter weiß, matt. Fruchtschnabel fast gerade.

*Wurzel*. a) Stielrunde Wurzel mit heller Epidermis:

Epidermis stark verdickt. Hypodermis dickwandig, Zellen radiär gestreckt, stärkefrei. Darunterliegende Zellschicht nochmals aus ähnlichen Elementen, aber etwas stärkehaltig. Außenrindenschicht breit, mit sehr viel Stärke; teils rundliche Körner, die größten oval, bis ca. 24  $\mu$  lang und 16  $\mu$  breit. Endodermis noch wenig differenziert. Zentralzylinder häufig pentarch bis heptarch, mit kleinen primären Xylemgruppen.



b) Dicke, etwas geschrumpfte, furchige Wurzel mit brauner Epidermis :

In der Außenrinde nahe der Peripherie häufige Luftlöcher, die hier nicht wie sonst durch Zerreißen der Elemente entstanden scheinen, sondern eher durch Zellnekrose. In den äußeren Schichten nicht mehr viel Stärke, gegen den Zentralzylinder hin aber immer noch reichlich. Körner kleiner als oben beschrieben, rundlich, mit einem Durchmesser bis ca. 12  $\mu$ . Endodermis gleichmäßig verholzt. Struktur des Zentralzylinders polyarch (oft mehr als pentarch). Das Zentrum wird vom sekundären Xylem eingenommen. Größte Gefäße bis ca. 85  $\mu$  weit.

*Rhizom.* Im äußersten Ende des Rhizoms nur wenige, nicht sehr breite Gefäßbündelgruppen. Keine verholzten Faserelemente. Dann rasche Vermehrung der Bündelelemente durch mehrfache Verbreiterung der Gruppen. Bis hier handelt es sich um ausgesprochene Rhizomstruktur, wie sie im allgemeinen Abschnitt beschrieben wurde. Sehr bald folgt dann der Übergang zu stengelähnlichem Bau, welcher im ganzen mittleren und oberen Rhizom dominiert. Die Bündelgruppen sind zwar noch breit-oval, aber doch schon vielfach aufgeteilt und jede mit einer gut verholzten, ringsum laufenden Endodermis versehen. Außerdem findet sich auf der Rindenseite sowie auf der Markseite des Bündels eine mehrere Zellen tiefe Schicht außerordentlich stark verholzter Fasern. Das Mark ist bereits hohl, vielleicht durch Zellnekrose. Anzeichen einer Gewebespannung finden sich keine. Dieses Rhizom formt gegen oben zahlreiche Blattscheiden, und sein Zentralzylinder geht allmählich in den Stengel über. Am Ende der Vegetationsperiode ist es zuoberst verdickt. Neben dem Hauptstengel findet sich dort die nächstjährige, zwiebelartige Knospe, noch von den alten Blattscheiden umhüllt. Stärke im ganzen Rhizom wenig.

*Stengel* an unseren Exemplaren = Blütenstiel, da alle nur einblütig. *Querschnitt*: Umriß stielrund. Kutikula sehr dick. Spitze, verholzte, sehr lange Haare im oberen Teil. Außenrindenparenchym breit und dicht. Gefäßbündel mit breiten, bis 7 Fasern tiefen Perizykelscheiden (Durchmesser bis ca. 9  $\mu$ , am Rande mehr, Wanddicke ca. 4  $\mu$ ). Phloem breit-oval. Im Xylem keine radiären Zonen. Weite der größten Gefäße bis ca. 20  $\mu$ . Innere Bündelscheide im Gegensatz zum mittleren Rhizom unentwickelt. Markstrahlen 4—7 Zellen breit, deutlich verholzt, wie auch ein Teil des inneren Markes. Stengel hohl.

*Längsschnitt*: Im Xylem kommen neben Spiral- und Ringgefäßen weite Netzleistengefäße und enge Tüpfeltracheiden vor.

*Blütenachse.* *Längsschnitt*: Umriß sehr langgestreckt, besonders Karpellregion. In der Zone der unteren Blütenorgane reichlich verholzte Haare inseriert, Karpellregion weniger stark behaart.

*Blattstiel.* Einen eigentlichen Blattstiel haben die grasförmigen Blätter nicht. Sie verschmälern sich zu einer stielartigen Scheide, in welcher die Gefäßbündel halbkreisförmig geordnet sind und dieselbe Struktur aufweisen wie im Stengel. In den Markstrahlen sind auf der adaxialen Seite ganze Zellkomplexe zerrissen oder aufgelöst.

*Laubblatt.* *Querschnitt*: Untere Epidermis mit stärker gerillter Kutikula als obere. Gut ausgebildete Palisaden fehlen. Auf der Blattoberseite finden sich 2—3 Reihen höchstens schwach in Richtung der Blattdicke gestreckter Zellen, welche besonders chlorophyllreich sind. Auf der Unterseite korrespondieren etwa 2 Reihen ähnlicher, mehr runder Elemente. Dazwischen etwas lockeres Schwammparenchym. Die Gefäßbündel sehr verschieden groß. Die größten haben außerordentlich stark verholzte Faserscheiden über dem Phloem und dem Xylem, während die Scheidenelemente über den Flanken des Bündels dünnwandig sind. Die beiden Holzfasergruppen füllen häufig den ganzen Raum vom Rand des Bündels bis zur Epidermis des Blattes aus. An großen Bündeln ist von den beiden die

Xylemscheide stärker entwickelt, während sie an den kleineren oft ganz fehlt. Dagegen ist fast immer eine kleine Perizykelgruppe über dem Phloem vorhanden. In den Rändern des Blattes verläuft je ein Bündel etwas gedreht, so daß seine mächtige Perizykelscheide die Blattrante verstärkt. Die Nervenrippen treten nur flach hervor, auf der Blattoberseite etwas stärker. Blattdicke: über den Nerven ca. 350  $\mu$ , an dünneren, dazwischenliegenden Stellen ca. 230  $\mu$ .

**Flächenpräparat:** *Oberseite:* Epidermiszellen rundlich-polygonal, gelegentlich etwas in der Längsrichtung gestreckt oder wellig-buchtig. Stomata kleiner als auf der Blattunterseite (27 : 39  $\mu$ ) (Exemplar aus dem Fextal). Haare nur am Blattrand, ca. 3000  $\mu$  lang, spitz, verholzt. *Unterseite:* Epidermiszellen längsgestreckt. Stomata 33 : 51  $\mu$ . Haare fehlen auf der Blattfläche ebenfalls.

*Kelchblatt* (fehlte an dem zur Verfügung stehenden frischen Material). Am Herbarexemplar von Les Baux: unterseits schwache Behaarung (spitze, verholzte Haare). Besondere Merkmale keine.

*Honigblatt.* Weiß, matt. Herbarexemplar: Dorsaler Lappen oberhalb des Nektariums. Oberfläche papillös. Struktur wahrscheinlich analog wie bei *R. gramineus*. Einzelheiten nicht erkennbar. Am Herbarexemplar von Les Baux Oberfläche glatt.

*Stamina.* Staubbeutel ziemlich lang, Gefäßbündel im Konnektiv etwas verdickt.

*Pollen.* Pollen mit 3 Keimfalten. Korngröße: 24—30  $\mu$ .

*Frucht.* Fruchtwand schwach höckerig. In der Nähe des Schnabels sehr einzelt spitze, verholzte Haare, ca. 10  $\mu$  breit, bis 150  $\mu$  lang; Wanddicke ca. 4  $\mu$ . Am Schnabel selbst, an der ventralen Naht, büstenartig zu Papillen ausgewachsen. Gefäßbündel reichlich, in der Frucht aufwärts verlaufend. Schöne, würfelförmige Oxalatkristalle im Exokarp. Fasern des Mesokarps und des Endokarps gut ausgebildet. Endosperm gut entwickelt.

### Charakteristik.

*R. pyrenaicus* ist wie *R. gramineus* grasblättrig. Interessant ist sein von andern *R.*-Arten durch Polyarchie abweichender Wurzelbau und andererseits die Verschiedenheit des stengelartigen mittleren Rhizomstückes vom wirklichen Stengel. Die Verholzungstendenz ist stark, und im mittleren Rhizomteil mit hohlem Mark besitzt jedes Bündel eine kräftige äußere und innere Faserscheide. Im untern, eigentlichen Rhizomteil fehlen dagegen verholzte Fasern überhaupt, und im Stengel werden nur die Perizykelscheiden gut entwickelt und differenziert. In allen von uns untersuchten Organen besteht auffallend starke Analogie zu *R. gramineus*.

**Typische Merkmale:** Polyarchie der Wurzel, Form und Größe der Stärkekörner. Im Stengel Perizykelscheiden, Xylem, Markstrahlen und sogar ein Teil des inneren Markes verholzt, die inneren Bündelscheiden jedoch unentwickelt. Blütenachse behaart (vgl. *R. gramineus*).

### 21. *R. gramineus* L.

Aus dem Institutsgarten. Herkunft: Ingres, Frankreich. Einziges Vorkommen in der Schweiz bei St-Léonard (Wallis).

Ausdauernd, 5—25 cm hoch. Stengel am Grunde faserschopfig, 1—3blütig. Laubblätter lineal lanzettlich grasartig. Tracht des *R. pyrenaicus*, aber schlank und Honigblätter gelb.

*Wurzel.* Epidermis kleinzellig. Hypodermis stark radiär gestreckt. Außenrindenparenchym breit. Stärkekörner birnförmig mit kleinem Kern. Daneben mehr-



fach zusammengesetzte Körner. Länge der Einzelkörner bis  $15\ \mu$ , Breite bis ca.  $6\ \mu$ . Radiärwände der Endodermis verholzt und verdickt. Zentralzylinder häufig pentarch. Im Xylem größte Gefäße bis ca.  $30\ \mu$  weit.

*Rhizom*. Konnte nicht untersucht werden, da von der sehr seltenen Pflanze nur wenige Exemplare im Besitz des Instituts Gartens waren. Das uns zur Verfügung gestellte Exemplar ging über Winter ein.

*Stengel* = Blütenstiel. *Querschnitt*: Umriß stielrund. Kutikula sehr dick. Stomata häufig. Haare fehlen. Außenrindenparenchym zart, aerenchymatisch. ca. 7 Zellen tief, sehr chlorophyllreich. Gefäßbündel zahlreich, sehr ungleich groß, die größten stark radial gestreckt. Perizykelscheide bis zu 10 Fasern tief, kräftig verholzt. (Durchmesser der Fasern bis zu  $15\ \mu$ , Wanddicke ca.  $3\ \mu$ .) In den meisten Fasern Reste von Zellinhalt. Phloem klein, ziemlich regelmäßig, Kambium schmal. Im Xylem keine Gliederung in drei radiäre Zonen. Gefäße bis ca.  $20\ \mu$  weit. Das Vasalparenchym am Innenrand der Bündel nimmt oft ebensoviel oder mehr Raum ein als die verholzten Xylemelemente. Innere Faserscheide nicht sehr deutlich. Das Phloem erscheint seitlich gegen die Markstrahlzellen hin nicht durch Faserelemente abgeriegelt. Markstrahlen 3—4 Zellen breit, etwas verholzt. Das innere Mark wenig zerrissen.

*Längsschnitt*: Im Xylem zuäuerst Tüpfeltracheiden mit Wandfenstern ( $6\ \mu : 9\ \mu$ ), mehr lateral Tüpfelgefäße und einwärts Ring- und Spiralgefäße. Eine stark verholzte, innere Bündelscheide fehlt, dagegen sind die Markstrahl- und Markzellen bis tief in den Stengel hinein deutlich verholzt.

*Blütenachse*. *Längsschnitt*: Sowohl die Randschichten wie das Mark, welches hier meist nicht zerrissen ist, verholzen frühzeitig. Dagegen bleiben die Faserscheiden an den Gefäßbündeln in der Blütenachse längere Zeit unverholzt. Die Gefäßbündel verlaufen in einigem Abstand von der Peripherie. Haare kommen nicht vor.

*Blattstiel*. Fehlt den grasförmigen Blättern.

*Laubblatt*. *Querschnitt*: Epidermiszellen oberseits größer als unterseits. Kutikula auf der Blattunterseite stärker entwickelt, scharf gerillt. Im untern Teil des Blattes keine Palisaden differenziert. Ziemlich dichtes und gleichmäßiges Schwammparenchym. Im oberen Blatteil zeigen die obersten Zellschichten un- deutlich Palisadencharakter. Im eingerollten Hochblatt scheinen dagegen eher die auswärtsgekehrten Parenchymzellen der Blattunterseite Palisadenfunktion zu übernehmen, doch haben sie ebenfalls nicht typische Form. Wie bei *R. pyrenaicus* starke, verholzte Faserbündel, sowohl auf der Phloem- wie auf der Xylemseite der größern Gefäßbündel, oft bis unter die Epidermis. Doch sind bei *R. gramineus* die Perizykelscheiden über dem Phloem stärker entwickelt. Über den Nerven bilden sich flache Rippen, die oberseits stärker hervortreten. Mittelmäßige Gefäßbündel haben nur auf der Phloemseite eine verholzte Fasergruppe, an kleinen kann sie auch dort fehlen. Die Flanken der Gefäßbündel bleiben überall frei. Wie bei *R. pyrenaicus* findet sich in den Blatträndern meist ein kleines, einwärts gedrehtes Bündel, dessen stark ausgebildete Perizykelscheide in der Blattrande verläuft. Keine Nervenrinnen. Blattdicke zwischen den Nerven ca.  $170\ \mu$ , über den Nerven ca.  $285\ \mu$  und mehr.

*Flächenpräparat*: *Oberseite*: Epidermiszellen rautenförmig oder unregelmäßig, nicht wellig-buchtig. Keine Haare. Stomata in der Längsrichtung orientiert. *Unterseite*: Epidermiszellen langgestreckt oder unregelmäßig, nicht wellig-buchtig. Haare keine. Stomata wie oben, ca.  $36 : 45\ \mu$  groß.

*Kelchblatt*. Untere Epidermis großzellig, mit sehr dicker Kutikula. Stomata beiderseits. Stärkeverteilung wie bei *R. aconitifolius*, reichlich im Mesophyll an der Basis des Kelchblattes und in Stärkescheiden um die Gefäßbündel. Gegen die Spitze des Kelchblattes hin nur wenige mit Stärke gefüllte Zellen.

*Honigblatt* (vgl. Abb. 17 und 18). Gelb, matt. Obere Epidermis stark papillös mit gelben Chromatophoren. Höhe der Papillen (ganze Zelle) bis ca. 42  $\mu$ . Gegen das Nektarium hin werden die Papillen flacher und verschwinden. Unterseite des Honigblattes glatt, unbehaart. Nektarium mit ventraler, gut ausgebildeter Nektartasche und innerviertem, dorsalem Lappen (vgl. allgem. Abschnitt über das Honigblatt). Epidermis der Nektargrube degeneriert. Eine subepidermale Stärkeschicht ist vorhanden, aber etwas ungleichmäßig verteilt und nicht streng lokalisiert. Die Blattränder sind stärkefrei. In der Mitte des Honigblattes und auslaufend den Gefäßbündeln entlang sind die Stärkezellen am dichtesten, in einfacher, aber auch in doppelter oder dreifacher Schicht angeordnet; sie sind nicht geneigt.

*Stamina*. Staubbeutel lang. Gefäßbündel im Konnektiv sehr ungleichmäßig dick, mit seitlichen Xylemelementen, die sich nicht fortsetzen, ähnlich wie bei *R. sceleratus*.

*Pollen*. Pollen mit 3 Keimfalten. Korngröße: 24—33  $\mu$ .

*Frucht*. Fruchtwand glatt, unbehaart. Außer dem Rückennerven zahlreiche in den Seiten der Frucht aufwärtslaufende Gefäßbündel. Mesokarp aus einer sehr breiten, stark verholzten Faserschicht. Auch Endokarp stark verholzt. Alle Fasern der Fruchtwand deutlich geschichtet. Integument und Samenanlage ähnlich wie bei *R. aconitifolius*. Endosperm gut entwickelt.

### Charakteristik.

*R. gramineus* ist der einzige gelb- und zugleich mattblühende Hahnenfuß, der in der Schweiz vorkommt. Wie *R. pyrenaicus* ist er grasblättrig und stellt diesen Typus in extremer Form dar. Wie jener zeigt er starke Verholzungsstendenz, doch bleibt die innere Faserscheide im Stengel ebenfalls unentwickelt. Das ganze Grundgewebe, soweit es nicht der Assimilation dient, verholzt frühzeitig ein wenig.

Typische Merkmale: Wurzel und Stengel analog wie bei *R. pyrenaicus*. Blütenachse kahl (vgl. *R. pyrenaicus*).

### Charakteristik der Gruppe *Graminifolius*.

In der Einleitung haben wir darauf hingewiesen, daß die anatomische Struktur von *R. pyrenaicus* und *R. gramineus* sich von dem Bau der übrigen, von uns untersuchten Arten stark unterscheidet. Mit *R. aconitifolius* und *R. parnassifolius* haben sie gemeinsam: matte Honigblätter mit dorsal gestelltem Lappen über dem Nektarium, reichliche, aufwärtslaufende Innervierung der Fruchtwand und frühzeitig entwickeltes Endosperm. Auf Grund der zuerst genannten Merkmale wurden sie offenbar von Prantl (22) zu einer Gruppe zusammengefaßt, nachdem schon Spach (30) sie im Subgenus *Ranuncella* Spach zusammen untergebracht hatte. Der Vergleich mit andern, einheitlichen systematischen Gruppen zeigt aber, daß die Gegensätze dieser Merkmale, also glänzende Honigblätter, nur ventraler Auswuchs am Nektarium und bestimmte Arten der Innervierung der Fruchtwand auch mehreren, auseinanderliegenden Sektionen gemeinsam sind. (Vgl. *Chrysanthus*, *Flammula*, *Auricomus*.) Rouy und Foucaud (23) hatten *R. aconitifolius* der Sektion *Leucoranunculus* Boiss. zugewiesen, während in ihrer Sektion *Ranuncella* noch die beiden grasblättrigen Arten und *R. parnassifolius* verblieben (neben einigen andern in unserer Arbeit nicht untersuchten Arten). Wahrscheinlich gab die



Parallelnervigkeit des letzteren Anlaß zu dieser Zusammenstellung. Die genauere anatomische Untersuchung zeigt aber, daß trotzdem ziemlich große Strukturunterschiede bestehen.

Während *R. aconitifolius* im Stengelquerschnitt völlig einem Vertreter der Gruppe *Chrysanth*e gleicht, und *R. parnassifolius* in der Bündelstruktur starke Analogie zur Gruppe *Auricomus* aufweist, zeigen *R. pyrenaeus* und *R. gramineus* einen Typus der Stengel-anatomie, der sich bei keiner andern von uns untersuchten Art wiederfindet. Die Perizykelscheiden sind tief angelegt und stark verholzt. Sie umfassen das Phloem von außen, aber ohne es seitlich gegen den Markstrahl hin abzuriegeln. Die Flanken des Bündels werden nicht von verholzten Fasern eingefast; die innere Bündelscheide ist unentwickelt und kaum differenzierbar. Dagegen verholzt das ganze, nicht der Assimilation dienende Grundgewebe bis ins Mark hinein bedeutend stärker als sonst. Die gewohnte Gliederung des Xylems in 3 deutliche radiäre Zonen fehlt.

Auch die Blattstruktur von *R. pyrenaeus* und *R. gramineus* ist trotz der Parallelnervigkeit sehr verschieden von *R. parnassifolius*. Dort finden wir bis zu 4 sehr hohe Palisadenreihen übereinander. Über den größeren Nerven sind auf der Oberseite tiefe, schmale Rinnen eingeschnitten, während sich auf der Unterseite häufig flache Einbuchtungen finden. Vorstehende Rippen kommen nicht vor. Bei *R. pyrenaeus* und *R. gramineus* fehlen dagegen gut ausgebildete Palisaden. Die Gefäßbündel sind von außerordentlich großen, stark verholzten Faserscheiden begleitet, welche oft auf der obern und auf der untern Blattseite bis unter die Epidermis reichen und flache Nervenrippen bilden. In den Rändern des Blattes verläuft beiderseits je ein Bündel etwas gedreht und verstärkt mit seiner Perizykelscheide den Blattrand.

In der Wurzel tritt bei den grasblättrigen Arten im Gegensatz zu *R. aconitifolius* und *R. parnassifolius* häufig polyarche Struktur auf, und die Hypodermis ist nicht deutlich gestreift.

Auch der Bau des Rhizoms weicht von dem anderer Arten ziemlich stark ab (vgl. *R. pyrenaeus* : Rhizom).

Dies sind eine Reihe von Merkmalen, welche nur durch grundsätzlich verschiedene Artanlage erklärt werden können, umso mehr, als *R. parnassifolius* und *R. pyrenaeus* in manchen Verbreitungsgebieten nebeneinander vorkommen. Die Abtrennung der beiden grasblättrigen Arten in eine eigene Gruppe hat damit sicher ihre Berechtigung.

## Sektion *Crymodes* A. Gray.

### 22. *R. glacialis* L.

Fundort: Piz Baselgia im Engadin. Herbarexemplar vom Alvier, Palfries (1600).

Ausdauernd 4—18 cm hoch. Stengel 1—3blütig. Grundblätter dicklich, 3zählig, mit gestielten, 3teiligen unendlich-spaltigen Blättchen und lanzettlich stumpfen oder zugespitzten Zipfeln. Perianthblätter rotbräunlich, rauhhaarig oder filzig, bis zur Fruchtreife bleibend. Honigblätter nach der Blüte bleibend, weiß oder rosarot, die Honiggrube an ihrem Grunde meist von einem Häutchen umgeben und mehr oder weniger becherförmig. Fruchtboden zwischen den Früchtchen kahl, Früchtchenschnabel gerade.

**Wurzel.** Epidermis stark zusammengedrückt, unverholzt. Auch die zusammengedrückte Hypodermis läßt Verholzung, jedoch keine Streifung erkennen, wie dies sonst bei andern weißblühenden Arten meist der Fall ist. Fast keine Stärke (vgl. Rhizom). Radiäre Endodermiswände verdickt, noch wenig verholzt, undeutlich gestreift. Im Xylem Gefäße bis ca. 30  $\mu$  weit.

**Rhizom.** Epidermis und Hypodermis leicht verholzt, ohne sichtbare, besondere Struktur. Haare keine gefunden. Im Außenrindenparenchym sehr wenig Stärke, rundlich-ovale Formen, teils 2- und mehrfach zusammengesetzt. Durchmesser ca. 6  $\mu$  und mehr.

**Stengel.** Querschnitt: Umriß stielrund. Kutikula stark gerillt, aber nicht sehr regelmäßig. Keine Haare. Außenrindenschicht ziemlich breit, aerenchymatisch, über den 7—14 Zellen breiten Markstrahlen oft zerrissen. Gefäßbündel meist mehr als zehn. Perizykelscheiden etwas verholzt, aber die Faserwand kaum verdickt. (Durchmesser der Fasern ca. 15  $\mu$ .) Auch die innere Faserscheide noch wenig verholzt. Alle Elemente der Bündelscheiden und oft auch Teile des Grundgewebes sind stark verzogen oder gepreßt und deformiert. Im Phloem fallen die weiten Siebröhren auf (Weite bis 13  $\mu$ ; das ist mehr als bei den meisten andern Spezies). Auch das Kambium ist großzellig. Im Xylem keine deutliche Ausprägung radialer Zonen. Größte Gefäße bis ca. 18  $\mu$  weit. Ziemlich große Gruppe von Vasalparenchym, dessen Interzellularen mit färbbarer Substanz gefüllt sind. Innere Bündelscheide weder verholzt noch sonst differenziert. Mark zerrissen.

**Längsschnitt:** Im Phloem und Kambium auffallend kurze Zellkerne entsprechend der großen Weite der Elemente (Länge der Kerne meist 15—18  $\mu$ , vereinzelt bis 45  $\mu$ ). Im Xylem treten weite Netzleistengefäße, Ringgefäße und und verhältnismäßig wenige Spiralgefäße auf, außerdem stark durchbrochene Tüpfeltracheiden, deren Struktur an jene bei *R. aconitifolius* erinnert. Wandfenster rundlich, Weite ca. 15  $\mu$ .

**Blütenstiel** oder oberes Stengelstück. Querschnitt: Außenrindenparenchym sehr stark aerenchymatisch. Zwischen den Luftkanälen liegen, ähnlich wie bei *R. sceleratus*, fast nur einreihige, weitmaschige Zellketten. Chlorophyllkörner kommen noch in großer Tiefe, in den Markstrahlen fast bis zur Markhöhle hinein, vor. Gefäßbündel bis zur Markhöhle vorgerückt. Ihre Struktur wie im Stengel.

**Blütenachse.** Längsschnitt: Umriß kegelförmig. Haare fehlen.

**Blattstiel.** Querschnitt: Flach bohnenförmig, ohne ausgesprochene Stielrinne. Gefäßbündel wie im Stengel, in der ventralen Stielseite mehrere invertiert. Außenrindenparenchym aerenchymatisch.

**Laubblatt.** Querschnitt: Obere Epidermis mit dickerer Kutikula als die untere, stellenweise scharf gerillt. Ca. 3 Schichten von Palisadenzellen, die über den Gefäßbündeln nie unterbrochen werden. Schwammgewebe sehr locker mit großen Lufträumen. Auf der Unterseite des Blattes gutentwickelte Hypodermis. Nervenrippen fehlen. Blattdicke ca. 500  $\mu$ , ist aber vermutlich stark variabel.

**Flächenpräparat: Oberseite:** Epidermiszellen kaum wellig-buchtig, unregelmäßige Formen. Spaltöffnungen sehr zahlreich, meist in Richtung des Hauptnerven orientiert, öfters auch schiefgestellt. Haare fehlen, dagegen finden sich Haarnarben. **Unterseite:** Epidermiszellen kantig bis wellig-buchtig. Größe der Stomata: 36:39  $\mu$ , ebenso wie auf der Blattoberseite fast kreisrund. Haare keine gefunden.

**Kelchblatt.** Unterseite stark behaart. Haare auf mehrzelligen Epidermisauswüchsen, die bis 200  $\mu$  hoch werden, inseriert. Unter diesen Zellhügeln geht die Hypodermis als glatte Schicht weiter. Zwillingshaare häufig. Obere Epidermis kleinzellig, nicht behaart.



**Honigblatt.** Weiß-rötlich, matt. Epidermis überall glatt, unbehaart. Nektarium mit ventralem Wulst, welcher in eine Rinne mit stark erhabenen Rändern ausläuft. Die Ränder der Rinne verbreitern sich zu T-förmigen Auswüchsen, die nicht innerviert sind. Sie trennen sich vom Honigblatt zu meistens zwei (manchmal mehreren) freistehenden Schuppen, deren Stellung zum Honigblatt wahrscheinlich dorsal ist (vgl. allgem. Abschnitt über das Honigblatt).

**Stamina.** Staubbeutel ziemlich lang. Gefäßbündel ohne besondere Merkmale.

**Pollen.** Pollen mit 3 Keimfalten. Korngröße: 24—30  $\mu$ .

**Frucht.** Exokarp dünn, häutig, mit größeren Auswüchsen, aber unbehaart. Parenchym locker, zerrissen. 1 Rückennerv. Mesokarp stellenweise aus nur einer Faserschicht. Alle Fasern, auch die des Endokarps, stark verholzt und reichlich getüpfelt. Oxalat nicht gefunden. Die ganze Fruchtwand dünn. In der Samenanlage Endosperm entwickelt.

### **Charakteristik.**

Bei *R. glacialis* handelt es sich wieder um einen einzelnen Vertreter seiner Gruppe, und es ist schwierig, die hier gefundenen, anatomischen Merkmale zu beurteilen. Allgemein fällt der geringe Verholzungsgrad im Rhizom und den Stengelorganen auf. Aber die Vegetationszeit der Pflanze ist so kurz und ihr Wuchs so niedrig, daß dies nicht überrascht. Die Entwicklung von starken Faserelementen hängt, wie das Beispiel von *R. Flammula* beweist, nicht allein von der Anlage, sondern auch von der mechanischen Beanspruchung der Organe ab, und außerdem wird eine bestimmte Zeit dazu benötigt. Im Rhizom finden wir bei allen *R.*-Arten, die im Wasser oder in sehr feuchtem Boden gedeihen, wenig verholzte Faserelemente, auch dann, wenn der Stengel sehr stark verholzt (vgl. *R. Flammula*). Die alpinen *R.*-Arten wachsen durchwegs an feuchten Standorten. Die Perizykel-fasern des Stengels von *R. glacialis* sind aber doch von so ungleicher Form und Größe, daß man vermuten kann, ihre Entwicklung sei nicht allein von außen gehemmt. Eine innere Bündelscheide ist sozusagen nicht vorhanden. Ihre Funktion scheint das Vasalparenchym zu übernehmen, welches durch Substanzeinlagerung in die Interzellularen auch eine gewisse Festigkeit hat. Einzig in der Fruchtwand finden wir kräftig verholzte Fasern.

**Typische Merkmale:** Kutikula scharf gerillt. Die Endodermen und Hypodermen in Wurzel und Rhizom unterscheiden sich von denen bei *R. aconitifolius* durch gleichmäßige, nicht streifige Struktur. Am Stengel Umriß stielrund, Außenrinde aerenchymatisch; stark gegen das Zentrum hin verschobene Gefäßbündel (mehr als 10, vgl. *R. alpestris*), mit wenig entwickelten Faserscheiden. Am Honigblatt mehr als ein dorsaler Auswuchs oberhalb des Nektariums. Frucht mit dünner Fruchtwand und häutigem Exokarp, Samenanlage becherförmig, nicht die ganze Fruchthöhle ausfüllend.

### **Genus *Ficaria* Dillen.**

#### **23. *Ficaria verna* Hudson.**

Fundorte: Fahr im Aargau und Zürich.

Ausdauernd, 7—30 cm hoch, Wurzeln teils keulenförmig verdickt, Stengel verlängert, niedergestreckt, öfter wurzelnd, entfernt mehrblättrig, einblütig. Perianthblätter 3, am Grunde in einen kurzen und breiten, dem Blütenstiel anliegenden Sporn ausgezogen. Honigblätter 8 oder mehr, gelb, glänzend, länglich-elliptisch.

Nektarium mit ventralem Wulst oder freistehender Honigschuppe. Früchtchen berandet. Laubblätter ungeteilt, dicklich, kreisrundlich-eiförmig, herz- oder nierenförmig, ausgeschweift oder kerbig-buchtig gezähnt, langscheidig gestielt. Blattachseln oft mit Brutknollen.

*Wurzeln.* Es gibt verschiedene Organe, die alle Wurzelstruktur haben: dünne faserige Wurzeln, verdickte, fleischige Wurzeln, Brutknospen und Blattachselknospen.

a) Ganz dünne Wurzel:

Außenrindengewebe in den äußern Schichten zerrissen, weiter einwärts Zellen intakt. Endodermis nicht verholzt. Stärke fast keine.

b) Wenig kräftigere Wurzel:

Epidermis und Hypodermis stark radiär gestreckt. Außenrindenparenchym nicht zerrissen, seine innerste Schicht besonders großzellig. Viel rundlich-eiförmige Stärkekörner, meist Einzelkörner, bis  $12\ \mu$  lang und ca.  $9\ \mu$  breit. Endodermis unverholzt, enthält kleinkörnige Stärke, ebenso die darunter liegende Zellschicht. Diese und die Endodermis sind bei andern Spezies frei von Stärke.

c) Keulenförmig verdickte, fleischige Wurzel:

Struktur vorzugsweise pentarch. Stärkekörner im Außenrindenparenchym bis  $30\ \mu$  lang und bis  $21\ \mu$  breit, also bedeutend größer als in der oben beschriebenen, normalen Wurzel. Endodermis nicht, oder schwach verholzt, meist frei von Stärke. Größte Gefäße im Xylem bis  $45\ \mu$  weit.

d) Brutknospe:

Darunter wird die ungefähr eiförmige, oft auch etwas längliche Brutknospe verstanden, welche sich neben den Wurzeln direkt über dem Boden, oft in großer Zahl entwickelt. Struktur ähnlich wie bei der verdickten Wurzel; Stärkekörner groß, aber weniger zahlreich. An jungen Brutknospen Endodermis unverholzt und stärkehaltig, an älteren sind ihre Radiärwände etwas verdickt und verholzt. In diesem Fall Endodermis und auch die nächste innere Zellschicht frei von Stärke. Zentralzylinder auffallend eng. Sekundäres Xylem angelegt und stark verholzt.

e) Blattachselknospe:

An der reifen Knospe auf der ganzen Oberfläche Wurzelhaare. Struktur entspricht der oben beschriebenen Brutknospe. Stärkekörner wie dort.

Die Blattachselknospen entstehen sekundär im Außenrindengewebe des Stengels, oberhalb von Gefäßverzweigungen, dort, wo Blattscheiden innerviert werden. Das neu entstehende Grundgewebe reichert sich mit Stärke an und nimmt Bündelelemente auf, die sich zum Zentralzylinder einer Wurzel ordnen. Dann schnürt sich die Knospe an der Basis bis auf einen schmalen Durchmesser ab und wächst gewöhnlich durch die Blattscheide hindurch dem Boden zu. Es können in der gleichen Blattachsel mehrere Knospen entstehen, wobei die seitlichen meist später oder kleiner entwickelt werden.

*Rhizom. Ficaria verna* hat kein Rhizom. Da ihre verdickten, stärkereichen Wurzeln aber ebensogut wie die Brutknospen im Boden erhalten bleiben und wieder austreiben können, wird die Pflanze als ausdauernd bezeichnet.

*Stengel* = Blütenstiel. Querschnitt: Undeutlich kantig. Kutikula fast glatt, gelegentlich mit Längsleisten. Haare fehlen. Epidermis in radialer Richtung etwas gestreckt. Außenrindenparenchym locker, unter jeder Stielbucht von der Hypodermis gelöst und auf diese Art große Luftkanäle bildend. Gefäßbündel schmal, meist weniger als 10, die größten unter den Stielkanten. Die kleinen Faserbündel des Perizykels unverholzt, ca. 2—4 Zellen tief. Die Siebröhren des Phloems sind verhältnismäßig weit (bis  $18\ \mu$ ) und haben nahezu denselben Durchmesser wie die größten Xylemelemente des Bündels (bis  $21\ \mu$ ). Markstrahlen aus lockerem, großzelligem Gewebe, 7—10 Zellen breit. Inneres Mark zerrissen. Die Gefäßbündel liegen auffallend tief im Stengel, so wie dies sonst für Ausläufer die Regel ist.



**Längsschnitt:** Außerhalb des Xylems keine verholzten Elemente. Es kommen nur Ring- und Spiralgefäße vor. Alle Zellen des Grundgewebes sind getüpfelt, ebenso wie bei den R.-Arten.

**Blütenachse.** Längsschnitt: Umriß sehr kurz und stumpf. Keine Haare. Grundgewebe locker. Die Gefäßbündel verlaufen in einigem Abstand vom Rand; Tüpfelgefäße fehlen.

**Blattstiel.** Querschnitt: Umriß nierenförmig. Haare fehlen, dagegen fanden wir kurz unterhalb der Blattspreite einige Haarnarben. Struktur des Parenchyms und der Bündel analog wie im Stengel. Das größte Bündel liegt in einer Parenchymbrücke zwischen Stielrinne und dorsaler Stielrundung eingebettet im Zentrum. Von den kleineren Bündeln sind einige invertiert. Es finden sich zwei symmetrische Markhöhlen, die von der Parenchymbrücke und dem zentralen Gefäßbündel getrennt werden.

**Laubblatt.** Querschnitt: Obere Epidermis großzelliger als die untere. Eine Reihe hoher Palisaden, über den größeren Nerven unterbrochen. Schwammgewebe sehr locker. Nervenrinnen auf der Oberseite vorhanden; auf der Unterseite keine vorstehenden Rippen. Oxalat reichlich. Blattdicke von ca. 300  $\mu$  bis 450  $\mu$ .

**Flächenpräparat:** *Oberseite:* Epidermiszellen wellig-buchtig. Haare fehlen. *Unterseite:* Epidermiszellen wellig-buchtig. Größe der Stomata: 48  $\mu$  : 60  $\mu$ . Haare fehlen.

Nestler (18) hat auf den Nerven der Oberseite vereinzelte Haare gefunden, Maue (13) dagegen nicht. Auch sonst wird *Ficaria verna* stets als kahl beschrieben. Doch gibt es innerhalb der Spezies *Ficaria verna* verschiedene Rassen, die sich noch in anderer Beziehung voneinander etwas unterscheiden.

**Kelchblatt.** Unbehaart. An der Basis ein kurzer Sporn, dessen Form im Schnitt an eine Nektartasche erinnert. Doch ist nur sehr wenig Mesophyll vorhanden und kein Sekretionsgewebe.

**Honigblatt.** Gelb, Oberseite glänzend. Unterseite kahl. Form schmal und lang. Eine freistehende, ventrale Honigschuppe ausgebildet<sup>1</sup>. Stärkehaltige Subepidermis aus schmalen, stark geneigten Zellen mit dem geöffneten spitzen Winkel gegen die Honigblattspitze gewandt, d. h. umgekehrt wie bei allen bisher bekannten R.-Arten mit schräg gestellter Stärkeschicht (vgl. Parkin [21]).

**Stamina.** Gefäßbündel ziemlich gleichmäßig, dünn.

**Pollen.** Pollen mit 3 Keimfalten, daneben Körner mit 4 Keimfalten. Viele schlecht gequollene Körner. Korngröße: (27)—36—42  $\mu$ . (Kumazawa [12] fand 3 Keimfalten.)

**Frucht.** Frucht mit zahlreichen, spitzen, verholzten, lange kernhaltigen Haaren. Epidermis mit starken, regelmäßigen Kutikularfalten. 3 Rückennerven. Innere Schichten des Exokarps verholzen. Die einzelnen Elemente haben wellig-buchtigen Umriß. Fasern kommen keine vor. Im Endokarp finden sich plattenförmige, in der Fläche polygonale Zellen, deren Wände lange Zeit dünn, aber verholzt und getüpfelt sind. Innere Epidermis des Integumentes gut differenzierbar. Seine übrigen Schichten schwach verholzt. Die ganze Samenanlage mit Integument und Nuzellus ist stark furchig. Nach Sargent (24) machen die Früchte eine sehr lange Nachreife durch und keimen erst im zweiten Frühjahr.

### Charakteristik.

*Ficaria verna* wird nicht mehr der Gattung *Ranunculus* zugerechnet. Von den R.-Arten unterscheidet sie sich anatomisch durch folgende Merkmale: In der

<sup>1</sup> Anmerkung: Schinz und Keller (26) fanden eine unbedeckte Nektar-grube vor.

Wurzel Vorkommen einer sehr spät oder gar nicht verholzenden Endodermis, welche vor der Holzeinlagerung viel kleinkörnige Stärke führt, ebenso wie die darunterliegende Zellschicht. Mehrjährigkeit der Pflanze durch bestimmte Wurzeln sichergestellt, und nicht durch ein Rhizom. Im Stengel Fehlen von Tüpfelgefäßen und verholzten Faserelementen. In der Blütenregion Auftreten anderer Zahlen von Kelch- und Honigblättern. Andere Struktur der subepidermalen Stärkeschicht der Honigblätter (entgegengesetzte Neigung der Zellen). In der Fruchtwand Fehlen von Faserelementen. Im Endokarp plattenförmige polygonale Elemente ausgebildet. Die gleichen Merkmale sind auch zur mikroskopisch-anatomischen Differenzierung von *Ficaria verna* verwendbar.

#### e) Bewertung der Charakterisierungsmerkmale der R.-Arten.

Zum Zwecke einer anatomisch-mikroskopischen Differenzierung der Spezies sind für uns nicht immer die systematisch hochwertigsten Merkmale die nächstliegenden. Es scheint uns wesentlich, daß eine Differenzierung mit möglichst wenig, leicht zugänglichem Material und mit einfachen Präparierungsmethoden vorgenommen werden könne. Unser Bestimmungsschlüssel stützt sich daher auf die Anatomie des Stengels und der Blütenachse, welche genügend Unterscheidungsmerkmale liefern. Es ist anzunehmen, daß diese Organe auch dann zur Untersuchung verfügbar sind, wenn es sich um geringe Mengen von Pflanzenteilen handelt, die bestimmt werden sollen. Besonders typische Merkmale, die sich an andern Pflanzenorganen finden, sind bei den Einzelbeschreibungen der Spezies in der Charakteristik erwähnt.

Die Bedeutung der Stengelanatomie muß aber zur richtigen Beurteilung doch auch auf ihren systematischen Wert hin geprüft werden. Eine Einschätzung der Merkmale nach solchen Gesichtspunkten war uns bis zu einem gewissen Grade möglich, weil sich unter den von uns beschriebenen Arten einige systematische Gruppen von geschlossenem Charakter finden. Dies gilt vor allem für die Sektionen *Chrysanthe* und *Auricomus*.

Es zeigt sich, daß die Bündelstruktur innerhalb einer Gruppe sich nach einem gemeinsamen Grundschema richtet, welches allerdings auch in einer andern systematischen Einheit ebenfalls auftreten kann. Ein Beispiel dafür ist die Ähnlichkeit des Bündelquerschnittes von *R. Steveni* (*Chrysanthe*) und *R. aconitifolius* (*Leucoramunculus*). Innerhalb einer Gruppe stehen sich aber doch Vertreter mit sehr ähnlichem oder gleichem Stengelquerschnitt auch systematisch besonders nahe. Dies ist der Fall bei *R. Steveni* und *R. acer* in der Gruppe *Chrysanthe*, und dann wieder innerhalb des Formenkreises der *Auricomi*. Bei den letztern ergeben sich gradweise Abweichungen von einer typischen Bündelgrundform, welche besonders ausgeprägt bei *R. cassubicifolius* auftritt. Unter den Vertretern der Sektion *Chrysanthe* haben wir weniger gradweise



Verschiedenheit als bestimmte arteigentümliche Merkmale gefunden. Doch handelt es sich hier auch um eine weniger einheitliche Gruppe als bei *Auricomus*. Einzig *R. montanus* zeigt in größerem Maße jenes Abgleiten von der typischen Bündelgrundform, welches hier ebenso wie bei einigen *Auricomi* eine Folge der stark verzögerten Verholzung ist. Übrigens wird auch in diesen Fällen schließlich die typische Bündelstruktur erreicht. Es handelt sich lediglich um eine Entwicklungshemmung, welche vorübergehend oft eine fremde Bündelform vortäuscht. Innerhalb einer Spezies kann aber die Bündelstruktur auch verschiedene Modifikationen erfahren, die von der Wuchsart bedingt sind. *R. Flammula* bietet ein extremes Beispiel dafür, wie die Bündelstruktur beeinflußt wird, je nachdem der Stengel sich aufrichtet oder niederlegt. Es können sogar aus demselben Stengel zwei sehr verschiedene Bündelformen vorliegen, die eine aus dem untersten Teil, die andere aus der Mitte. Besonders bei jenen Arten, die normalerweise sehr kräftig verholzen, muß man solche Differenzen erwarten. So treten auch bei *R. breyninus* ziemlich starke Modifikationen der typischen Bündelform auf. Wir können nicht beurteilen, wieweit es sich hier um Kleinarten oder hybridogene Formen handelt. Eine solche lag uns mit Bestimmtheit vor im *R. radicescens* Jordan aus dem Formenkreis des *R. breyninus*. — Ein Beispiel für ähnliche Stengelstruktur bei gleichem Wuchs liefern *R. pygmaeus* und *R. alpestris*. — Die charakteristische Struktur trifft man allgemein am sichersten etwa in der Mitte eines kräftigen Stengels, im Querschnitt. Häufig gibt der Längsschnitt weitere, mehr artspezifische Anhaltspunkte.

Sehr verschieden waren die Stengelstrukturen in Prantls (22) systematischer Einheit *Euhypolepium* mit *R. aconitifolius*, *R. parnassifolius*, *R. pyrenaicus*, *R. gramineus*. Da auch in anderer Beziehung noch große Unterschiede bestanden, haben wir die Gruppe aufgeteilt und dies in der Charakteristik zur Sektion *Graminifolius* (S. 491) begründet.

Bei der anatomischen Differenzierung wird die Stengelstruktur in vielen Fällen bereits eine sichere Artbestimmung erlauben. Ebensooft vermag sie aber nur Anhaltspunkte zu geben. In diesen Fällen ist die Struktur der Blütenachse entscheidend. An ihr überwiegen die artspezifischen Merkmale jene, welche einer ganzen Gruppe zukommen. Einzig die Verteilung der Haare über die ganze Achse oder nur auf der Karpellregion ist für größere systematische Einheiten charakteristisch. Es haben aber in den meisten Gruppen auch einige Spezies kahle Blütenachsen.

Bei *R. Steveni* und *R. acer* genügt auch die Blütenachse nicht zur Unterscheidung. Hier wurden noch Merkmale der Blattoberfläche herbeigezogen, ebenso wie in andern Fällen, wo dies die Bestimmung wesentlich erleichtert (bei *R. pygmaeus* und *R. alpestris*). Berücksichtigt

man noch die in den speziellen Beschreibungen angeführten Einzelheiten, welche die Eigenart einer Spezies ausmachen, so dürfte die sichere Bestimmung der von uns untersuchten Hahnenfüße in allen Fällen möglich sein.

**f) Schlüssel zur anatomischen Differenzierung der in dieser Arbeit untersuchten Hahnenfußarten.<sup>1</sup>**

- A. Gefäßbündelquerschnitt im mittleren Stengel vom Typus des *R. Steveni* (vgl. Abb. 6, 8 und 9) mit kräftig verholzter Perizykelscheide. Zwischen innerer Faserscheide und Xylemgruppe kein kontinuierlicher Gürtel von unverholzten Elementen (vgl. B, C und D).
1. Innere Bündelscheide deutlich differenziert und kräftig verholzt, eine kontinuierliche Randschicht bildend.
  2. Markstrahlen meist 3—6 Zellen breit; von der Grenze gegen die Außenrinde bis zum inneren Mark allmählich abnehmend verholzt.
  3. Blütenachse kahl.
  4. Auf der Blattoberseite spitze, verholzte Haare zwischen 140  $\mu$  und ca. 600  $\mu$  lang. Daneben dünnwandige, unverholzte Haare von abgerundeter Keulenform, die größten 90—105  $\mu$  lang, und im obersten Drittel bis ca. 36  $\mu$  breit.  
*R. Steveni.*
  - 4\* Auf der Blattoberseite spitze, verholzte Haare, ziemlich gleichmäßig lang, bis ca. 1000  $\mu$ . Dünnwandige, unverholzte Keulenhaare meist zugespitzt, 140 bis 150  $\mu$  lang und bis ca. 36  $\mu$  breit.  
*R. acer.*
  - 3\* Blütenachse behaart, Haare auf der ganzen Achse inseriert. Auf der Blattoberseite die spitzen, verholzten Haare und die dünnwandigen, unverholzten Trichome mit Zellinhalt in der äußern Form nicht voneinander verschieden.  
*R. aconitifolius.*
  - 2\* Markstrahlen häufig mehr als 6 Zellen breit, meist zwischen 4—10 Zellen, nicht immer deutlich verholzt.
  5. Bündelquerschnitt ziemlich genau elliptisch, wird von der kürzeren Achse halbiert. Alle Fasern der Bündelscheide gleichmäßig verholzt.
  6. Markstrahlzellen wenig verholzt. Blütenachse in der ganzen Karpellregion reichlich behaart.  
*R. breyninus.*
  - 6\* Markstrahlzellen stark verholzt. Blütenachse langgestreckt, zwischen der Region der Antheren und der Karpelle eine, meist deutlich ausgeprägte, stielartige Zone, in welcher die Bündel für die Antheren rückläufig werden. Nur die Spitze der Blütenachse behaart.  
*R. montanus.*
  - 5\* Bündelquerschnitt eiförmig, mit der Spitze einwärts gewandt. Die größte Breite auf der Höhe des Kambiums. Blütenachse in der Karpellregion behaart.  
*R. repens.*
  - 5\*\* An den größeren Bündeln sind Phloem und Perizykel zusammen nur ca.  $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$  so breit wie die Xylemgruppe. Kleinere Bündel ungefähr elliptisch. Innere Bündelscheide etwas weniger stark verholzt als der Perizykel. Blütenachse sehr groß, kahl.  
*R. Lingua.*

<sup>1</sup> Vgl. S. 419 f.



- 1\* Innere Bündelscheide unentwickelt, gar nicht oder kaum verholzt, oder dann gesprengt und nicht kontinuierlich.
7. Markstrahlen meist 2—5, bei *R. pyrenaicus* auch bis 7 Zellen breit.
8. Querschnitt der Bündel radiär gestreckt. Größte Xylemelemente ca. 20  $\mu$  weit. Innere Bündelscheide vom Vasalparenchym nicht zu unterscheiden, unverholzt. Dagegen Markstrahlzellen und oft ein Teil des inneren Markes deutlich verholzt.
9. Blütenachse, besonders im untern Teil, reichlich behaart. *R. pyrenaicus*.
- 9\* Blütenachse kahl. *R. gramineus*.
- 8\* Querschnitt der Bündel breit, oft rund. Lumen der größten Xylemelemente bis 140  $\mu$  weit. Innere Faserscheide meist gesprengt und undeutlich. Blütenachse kurz, an der Spitze behaart. *R. arvensis*.
- 7\* Markstrahlen häufig mehr als 5 Zellen breit, meist zwischen 4—10 Zellen oder breiter.
10. Außenrindenparenchym ziemlich dicht, nicht ausgesprochen aerenchymatisch, höchstens in den äußersten Schichten mit kleinen Luftgängen.
11. Xylemelemente in den jüngeren Schichten fast immer in radiären Reihen angeordnet und gleichmäßig verholzt.
12. Blütenachse nur auf der Spitze behaart, ohne Fruchtstielchen. Auf der Oberseite der Laubblätter kommen neben spitzen, verholzten Haaren dünnwandige, unverholzte Keulenhaare vor von bis 180  $\mu$  Länge.  
*R. montanus* (vgl. 6\*).
- 12\* Ganze Blütenachse behaart, auch in den untersten Zonen, und mit gut entwickelten Karpellstielchen versehen. Auf der Blattoberseite nur spitze, verholzte Haare.  
*R. megacarpus* (vgl. 23\*).
- 12\*\* Blütenachse kahl, mit stark entwickelten Karpellstielchen.  
*R. argoviensis* (vgl. 23).
- 11\* Xylem sehr unregelmäßig verholzt, von vielen, teils bis gegen 30  $\mu$  weiten, unverholzten Elementen durchsetzt. Blütenachse auf der ganzen Karpellregion behaart, ohne Karpellstielchen. Auf der Oberseite der Laubblätter neben den spitzen, verholzten Haaren bis zu 300  $\mu$  lange, schlauchförmige, dünnwandige Keulenhaare.  
*R. bulbosus*.
- 10\* Außenrindenparenchym ausgesprochen aerenchymatisch, mit weiten Luftgängen.
13. Stengel stielrund, mit mehr als 10 Bündeln. Größte Elemente des Xylems weiter als die Perizykelfasern.
14. Perizykelscheiden stark verholzt. Markstrahlen meist 4—9 Zellen breit. Größte Xylemelemente bis 45  $\mu$  weit. Bündel radiär gestreckt, schmal. Blütenachse eiförmig, hoch, mit sehr zahlreichen, nahe der Peripherie verlaufenden Gefäßbündeln, unbehaart.  
*R. sceleratus*.
- 14\* Verholzung der Perizykelfasern sehr gering, oft nur im Längsschnitt erkennbar. Die einzelnen Faserquerschnitte sehr ungleich in Form und Größe. Durchmesser der weitesten Xylemelemente bis ca. 20  $\mu$ . *R. glacialis*.
- 13\* Stengel tief gefurcht, mit weniger als 10 Bündeln. Größte Elemente des Xylems enger als die weitesten Perizykelfasern.

15. Blütenachse bis 4 mm lang. Dicke der Laubblätter bis ca. 230  $\mu$ . Stomata auf der Unterseite 24—30  $\mu$  breit und ca. 36  $\mu$  lang. *R. pygmaeus* (vgl. 22\*).
- 15\* Blütenachse kurz (1—1,5 mm). Dicke der Laubblätter ca. 430—500  $\mu$ . Stomata auf der Unterseite 36  $\mu$  breit und ca. 51  $\mu$  lang *R. alpestris*.
- B. Gefäßbündelquerschnitt im mittleren Stengel vom Typus des *R. cassubici-folius* (Abb. 7) mit gut verholzter Bündelscheide und unverholztem Gürtel um die Xylemgruppe. In den Markstrahlen nur schmale Zellstreifen verholzt, welche die Grenze gegen die Außenrinde bezeichnen.
20. Durchmesser der Perizykelfasern bis ca. 12  $\mu$ . Verholzte Markstrahlbänder nur ca. 2 Zellen breit. Unverholzter Hof um das Xylem deutlich.
21. Stengelquerschnitt etwas kantig, die größten Bündel unter den Kanten mit ca. 10 Zellen tiefen Perizykelscheiden. Markstrahlen nur 4—6 Zellen breit. Die verholzten Markstrahlbänder spannen sich in flachem Bogen zwischen den größten Bündeln. Die ganze Blütenachse reichlich behaart, ohne verlängerte Karpellstielchen. *R. cassubici-folius*.
- 21\* Stengelquerschnitt stielrund. Perizykel nur bis ca. 6 Fasern tief. Markstrahlen 5—10 Zellen breit. Die verholzten Markstrahlbänder bilden einen Kreis. Blütenachse kahl, mit Karpellstielchen. *R. puberulus*.
- 20\* (vgl. 20\*\*). Durchmesser der Perizykelfasern bis ca. 21  $\mu$  (bei *R. pygmaeus* bis ca. 18  $\mu$ ). Verholzte Markstrahlbänder etwa 3 Zellen breit, nicht so gut begrenzt wie bei 20. Innere Bündelscheide verholzt später als der Perizykel, daher unverholzter Hof um das Xylem manchmal weniger deutlich.
22. Stengel stielrund. Mehr als 10 Gefäßbündel. Markstrahlen 4—10 Zellen breit.
23. Blütenachse kahl, mit stark ausgeprägten Karpellstielchen. *R. argoviensis*.
- 23\* Ganze Blütenachse behaart, mit deutlichen Karpellstielchen. Stengelmerkmale erst zur Zeit der Fruchtreife voll ausgebildet. *R. megacarpus*.
- 22\* Stengel stark gefurcht. Weniger als 10 Gefäßbündel. Markstrahlen 4—18 Zellen breit. Blütenachse bis 4 mm lang, kahl und ohne Karpellstielchen. *R. pygmaeus*.
- 20\*\* Durchmesser der Perizykelfasern 18—21  $\mu$ . Ganze Markstrahlen leicht verholzt, 4—7 Zellen breit. Bündelquerschnitt rundlich, Perizykel nur ca. 3 Fasern tief, aber kräftig verholzt. Innere Faserscheide ebenfalls aus stark verholzten Fasern. Dünnwandiger Hof von zellulosischen Elementen um die Xylemgruppe deutlich, aber gelegentlich von einzelnen, verholzten Zellen unterbrochen. Blütenachse ziemlich lang, ohne Karpellstielchen, auf der Spitze mit langen, verholzten Haaren. Blattdicke bis 750  $\mu$  und mehr. Auf der Blattoberseite spitze verholzte Haare von bis zu 3000  $\mu$  Länge. *R. parnassifolius*.
- C. Gefäßbündelquerschnitt im mittleren Stengel vom Typus des *R. Flammula* (vgl. Abb. 10) mit stark verholztem Perizykel und Fasertracheiden im jüngsten Xylem. Kambium degeneriert. Starker Faserring um das Phloem gebildet. Innere Bündelscheide nicht stark verholzt.
30. Gefäßbündel meist weniger als 10. Perizykel bis 9 Zellen tief, breit-oval in 2 seitliche Spitzen ausgezogen. Größte Gefäße bis ca. 24  $\mu$  weit. Markstrahlen 4—6 Zellen breit. Blütenachse kurz, kahl. *R. Thora*.

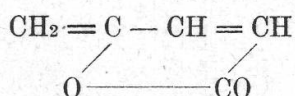


- 30\* Gefäßbündel meist viel mehr als 10. Perizykel bis 4 Zellen tief. Phloem fast kreisrund. Größte Gefäße bis  $60\ \mu$  weit. Markstrahlen 12—17 Zellen breit. Blütenachse rundlich, kahl. *R. Flammula.*
- 30\*\* Gefäßbündel offensichtlich noch unfertig verholzt. Perizykel und Tracheiden des jüngsten Xylems heben sich wegen ihrer verhältnismäßig gut verholzten (ca.  $2\ \mu$  dicken) Wänden ringförmig von den weniger verholzten umliegenden Elementen ab. Innere Faserscheide völlig unverholzt. Blütenachse lang, auf der Spitze behaart. *R. montanus* (vgl. 6\*).
- D. Gefäßbündel ohne verholzte Perizykelscheiden.
40. Stengel undeutlich kantig. Gefäßbündel schmal, meist weniger als 10. Nur die Xylemgruppen verholzt. Größte Gefäße bis  $21\ \mu$  weit. Im Längsschnitt nur Ring- und Spiralgefäße zu finden. Blütenachse kurz und kahl. *Ficaria verna.*
- 40\* Stengel stielrund. Gefäßbündel z. T. groß, mehr als 10.
41. Im Xylem größte Gefäße bis  $66\ \mu$  weit. Blütenachse, wenn vorhanden, nur in der Karpellregion behaart. Auf der Blattoberseite neben spitzen, verholzten Haaren dünnwandige, unverholzte Keulenhaare von ca.  $120\ \mu$  Länge. *R. repens* vor und nach der Blütezeit (vgl. 5\*).<sup>1</sup>
- 41\* Im Xylem größte Gefäße bis ca.  $20\ \mu$  weit. Außenrinde stark aerenchymatisch. Blütenachse kahl. Laubblätter ohne Keulenhaare, meist ganz kahl. *R. glacialis* (vgl. 14\*).

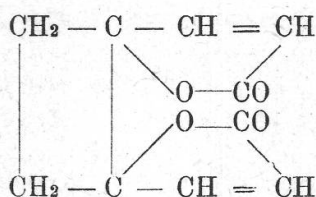
## B. Chemischer Teil.

### a) Das Anemonol und seine Derivate.

Aus dem frischen Kraut der meisten Hahnenfußarten und Anemonen kann man durch Wasserdampfdestillation, Ausschütteln des Destillates mit Äther und Abdampfen des Lösungsmittels ein gelbliches, stechend riechendes, auf der Haut blasenziehendes Öl isolieren. Es heißt Ranunkelöl, Protoanemonin oder *Anemonol* und hat die Formel  $C_5H_4O_2$ . Es ist das Lakton der Gamma-Oxyvinylacrylsäure :



Anemonol zeigt eine starke Neigung zur Polymerisation und kann praktisch nie ganz rein erhalten werden. Sein kristallisierbares Dimeres heißt *Anemonin*  $C_{10}H_8O_4$ .

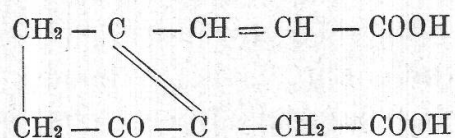


<sup>1</sup> Vgl. S. 448.

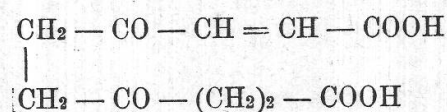
Dieser Körper ist mit Wasserdampf nicht unzersetzt flüchtig. Als Schmelzpunkt geben Beckurts (38) und Kipping (48) 152° an, während Asahina (36) ihn bei 157—158° fand.

Außer dem Anemonin können sich auch höhere Polymere des Anemonols bilden, deren genaue Struktur man nicht kennt. Beim Versuch, den Schmelzpunkt zu bestimmen, sintern sie zuerst und verkohlen dann.

Das Anemonin zersetzt sich spontan oder durch Behandlung mit bestimmten Agentien zu verschiedenen Ketosäuren. Eine derselben, die Anemonsäure  $C_{10}H_{10}O_5$ , kommt in zwei Isomeren mit verschiedenen Schmelzpunkten vor und liefert farblose Alkalisalze. Sie bildet sich aus Anemonin bei Behandlung mit PbO und hat die Formel :



Eine andere, aus Anemonin spontan oder durch Einwirkung von Lauge entstehende Säure ist die Anemoninsäure  $C_{10}H_{12}O_6$ , deren Alkalisalze gelb gefärbt sind und mit Laugenüberschuß in Rot umschlagen.



Beide Säuren bilden sich in verschiedenen Mengen neben dem Anemonin im Ranunkelöl. Sie verhalten sich wie Ketone und geben positive Gadamer'sche Reaktion :

Ketonkörper + Nitroprussidnatrium + Lauge = 1. Farbumschlag + Eisessig = 2. Farbumschlag.

Erst der *zweite* Farbumschlag ist für Ketone charakteristisch.

Auch das Anemonin reagiert in dieser Weise, doch erst, wenn seine Laktonringe verseift und die Ketogruppen frei sind.

Die richtigen Bruttoformeln dieser Körper hat 1892 Beckurts (38) erstmals ermittelt. Er beschrieb auch einige Reaktionen derselben, doch wurden die Beziehungen zwischen Anemonol und Anemonin von ihm noch nicht klar erkannt. Auch die Tatsache, daß die Ketogruppen des Anemonins geschützt sind, scheint ihm entgangen zu sein. In seinen Beiträgen zur Kenntnis dieser Substanz stellte er alle Literaturangaben über die Giftigkeit der Ranunkeln und Anemonen von Plinius an bis zum 19. Jahrhundert zusammen. Um 1892 waren Extractum Anemonis und Aqua Anemonis noch in einigen Pharmakopöen offizinell. Infolge ihrer geringen Haltbarkeit, und weil man im Anemonin das wirksame Prinzip vermutete, wurden aber diese Arzneiformen verlassen.



Beckurts nimmt an, daß sowohl das Anemonin als auch die beiden obenerwähnten Ketosäuren schon in der Pflanze vorgebildet seien, neben einem vierten Körper, dem Anemonenkampher. So nennt er die harte Kristallmasse, zu welcher die Mutterlauge des Anemonins sehr bald erstarrt. In dieser Substanz glaubte er das wirksame Prinzip gefunden zu haben, weil sie als einzige eine blasenziehende Wirkung auf die Haut zeigte. Weder das Anemonin noch eine der Ketosäuren riefen dagegen die Hautreaktion hervor, welche für das frische Hahnenfußkraut charakteristisch ist. Wie aus den neueren Arbeiten über das Ranunkelöl entnommen werden kann, besteht der sogenannte Anemonenkampher aus nichts anderem als einem Gemisch von Anemonin, höhern Polymeren und Ketosäuren und etwas Anemonol. Letzteres kommt für die blasenziehende Wirkung fast ausschließlich in Betracht. Aber Beckurts, der seine Hahnenfußdestillate immer mit Chloroform ausschüttelte, erhielt nach dem Abdampfen des Lösungsmittels nur ausnahmsweise das gelbliche Ranunkelöl. Chloroform begünstigt offenbar die Polymerisation des Anemonols, ebenso wie Alkohol, mit dem er den sogenannten Anemonenkampher extrahierte (vgl. Kuhn [50]). Die Anemoninkristalle scheiden sich dann gewöhnlich schon aus, während das Lösungsmittel vertrieben wird, und die Mutterlauge erstarrt bald. Andere Autoren, wie z. B. Erdmann, den Beckurts zitiert, haben dagegen mit Äther gearbeitet und regelmäßig zuerst das scharfe Öl erhalten, welches sich nach ihrer Ansicht zu Anemonin und Anemonensäure zersetzte. Sie vermuteten, daß im frischen Kraut das Öl enthalten sei.

Asahina (36) beschäftigte sich in den Jahren 1914 bis 1921 wiederholt mit der Konstitutionsaufklärung des Wirkstoffes von frischem Hahnenfußkraut und seinen Derivaten. Aus 10 kg frischem Kraut von *Ranunculus japonicus* erhielt er durch erschöpfende Destillation 12,0 g Ranunkelöl. Daraus ließ er Anemonin auskristallisieren. Er stellt fest, daß die Ausbeute je nach Versuchsbedingungen sehr ungleich ist, und daß das flüchtige Öl nicht hauptsächlich Anemonin, sondern Anemonol enthält, welches sich durch Dimerisation in ersteres umwandelt. Asahina legte die Strukturformeln beider Körper fest und bewies sie durch Synthese. Unter andern Derivaten des Anemonols hat er auch die Anemon- und Anemoninsäure isoliert und ebenfalls ihre Struktur ermittelt.

Kipping (48) prüft die Formel, welche Asahina dem Anemonol zuschreibt, 1935 nochmals nach, da ein anderer Forscher einem nicht identischen Lakton dieselbe Bruttoformel gegeben hatte. Kipping kommt zum gleichen Ergebnis wie Asahina.

Kuhn (50) untersucht die Veränderungen der anemoninhaltigen Tinkturen. Er beobachtet, daß frische Zubereitungen von frischem

Hahnenfuß- oder Anemonekraut die Gadamersche Reaktion nicht geben, doch tritt sie nach einiger Zeit der Aufbewahrung auf und läßt sich noch in tausendfacher Verdünnung der Tinktur ausführen. Ein Mittel zur Haltbarmachung solcher Zubereitungen ist nicht bekannt. K u h n gibt an, daß der sogenannte Anemonenkampher bei Versuchen, ihn aus Chloroform oder Alkohol umzukristallisieren, in Anemonin- und Anemonensäure zerfalle. Auch das Anemonin sei nur begrenzt haltbar. Hierzu ist zu sagen, daß im « Anemonenkampher » die genannten Umwandlungsprodukte bereits in größerer Menge vorliegen, während der Rest von Anemonol sich bei der Behandlung mit Alkohol oder Chloroform als Extraktionsmittel auch noch verändert. Die Arbeiten A s a h i n a s dürften K u h n nicht bekannt gewesen sein.

G o r i s (42) untersuchte den *Ranunculus Thora* auf seinen Gehalt an Giftstoffen, weil diese Pflanze den Galliern ein Pfeilgift geliefert haben soll. An der frischen, zerquetschten Wurzel trat der scharfe Geruch des Anemonols in stärkerem Maße auf als am Kraut. Aus dem Ätherextrakt erhielt G o r i s das ölige Anemonol, das, bald zu fester Masse erstarrt, nur wenig Anemonin lieferte. Bei Verarbeitung der getrockneten Wurzel gewann er dagegen mehr Anemonin und kein Anemonol. Andere Gifte wurden nicht gefunden, und G o r i s hält es nicht für möglich, daß *R. Thora* einen parenteral hochwirksamen Stoff liefern könne. Dem Anemonin dürfe eine so starke Wirkung nicht zugeschrieben werden, und das Anemonol komme nicht in Betracht, weil es unbeständig sei.

Über die *physiologische Wirkung* des Anemonols und seines Dimeren liegen mehrere Arbeiten vor.

B a s i n e r (37) wies 1881 nach, daß Anemonin und Ranunkelöl durch Alkali zersetzt werden und sich dadurch von Cantharidin unterscheiden. Er zitiert die pharmakologische Literatur und beschreibt anschließend die eigenen Tierversuche, die er an Katzen ausführte. Die pharmakologischen Eigenschaften des Ranunkelöls definiert er wie folgt: Es wirkt bei Warmblütern scharf narkotisch, indem es in kleinen Dosen (per os) stupor und Verlangsamung der Atmung, in großen Gaben außerdem noch Lähmung der hinteren, dann auch der vorderen Extremitäten, und vor dem Tode eintretende Krämpfe hervorruft. Die scharfe Wirkung zeigt sich in einer korrosiven Gastritis und einer, besonders in der Kortikalsubstanz ausgesprochenen Nierenhyperämie. Bei der Sektion findet sich außerdem noch Hyperämie der Hirnhäute. Auf der Epidermis erzeugt Ranunkelöl Entzündung und Blasen.

Die Eigenschaften des Anemonins umschreibt B a s i n e r in folgender Weise: Die blasenziehende Wirkung ist individuell verschieden und bei der gleichen Person inkonstant. Die Wirkung per os gleicht im Tierversuch annähernd jener des Ranunkelöls, ist jedoch weniger kor-



rosiv. Der Tod erfolgt ohne Krämpfe, wahrscheinlich durch Herzlähmung. Das Gift läßt sich im Urin nachweisen.

K o b e r t (46) gibt an, daß *R. sceleratus*, *Flammula*, *acer*, *aquaticus*, *bulbosus* und *Ficaria verna* schon zu Vergiftungen Anlaß gegeben haben. Die Giftigkeit der Pflanzen gehe beim Trocknen verloren.

R a y m o n d - H a m e t (54) machte einem 10 kg schweren Hund eine intravenöse Injektion von 200 mg Anemonin (Lösungsmittel: eine Mischung von Alkohol 90 % und physiologischem Serum), welche Atemstillstand und bald Herzstillstand bewirkte.

S c h a u b (55) prüfte anlässlich einer Untersuchung der herzwirksamen *Adonisglykoside* auch noch andere *Ranunculaceen* auf Herzaktivität, darunter *R. acer*, *bulbosus*, *Ficaria verna*. Sie erwiesen sich als herzunwirksam, obwohl auch Tod eintreten kann.

B o a s und S t e u d e (40) erklären folgende *R.*-Arten für stark giftig: *R. sceleratus*, *arvensis*, *acer*, *alpestris*, *bulbosus*, *montanus*. Kaum wirksam seien *R. repens* und *R. aconitifolius*.

K u s k e (51) studiert die durch *R. acer* verursachten Hautveränderungen. Die Hautreaktion ist bei sämtlichen Versuchspersonen obligat, vorausgesetzt, daß frisches Kraut verwendet wird. Die Wahl des Hautbezirkes spielt keine Rolle. Gegen eine Allergodermie spricht das Bild der Hautläsion. Sie gleicht einer *Dermatitis bullosa* (wie bei Verbrennung, Erfrierung, Verätzung) und wird während der Inkubationszeit von einem Brenngefühl begleitet. Die erste Hautreaktion ist ein zinnoberbis braunrotes Erythem, zudem mitunter Blasenbildung. Bei 1—3 Stunden dauernder Einwirkung bildet sich eine zentrale Infiltrationszone, über der die Haut durch mehr blasse Farbe und das Hervortreten der Follikelmündungen gekennzeichnet wird. Dieses anämische Mittelstück, das von einem schmalen erythematösen Hof umgeben war, hielt sich während mindestens 24 Stunden und präsentierte sich unter dem Bilde der Quaddel bei Intradermoreaktionen. Die hyperämische Zone wandelte sich gelegentlich innenzu in einen blasigen Saum um. Besonders hervorzuheben ist eine Art Antagonismus zwischen dem zentralen ödematösen Infiltrat und der Blasenbildung.

M o r g e n t h a l e r und M a u r i z i o (53) beobachteten in manchen Jahren ein Massensterben von Bienen, welches auf Vergiftung durch den Pollen von *R. puberulus* W. Koch zurückgeführt werden konnte. Die vergifteten Bienen zeigen zuerst ein Erregungsstadium und dann Lähmungserscheinungen, worauf der Tod eintritt. Ihr Darm ist mit dem Pollen der erwähnten *R.*-Art prall gefüllt.

B o a s (39) sucht in seiner dynamischen Botanik pflanzliche Werte und Wirkungen festzustellen. Die Gattungen der *Ranunculaceen* enthalten ein vielseitiges System eigenartiger und gegensätzlicher Wirkun-

gen. Die Anemoningruppe entspricht dem hemmenden Prinzip. Sie ist fungizid, bakterizid und hält die Auto- und Zytolyse auf. Daneben ist ein stark förderndes System vorhanden, die Wuchsstoffe der Biotin- und Vitamin-B<sub>1</sub>-Gruppe. Bei sehr giftigen Ranunkeln wird das Anemoninsystem zunächst seine Wirkung in größerem Maße geltend machen als das Biotinsystem. Schichtet man ihre frisch gepflückten Blätter auf, so bleiben sie sehr lange Zeit frisch und fallen nicht zusammen, während die Blätter schwach giftiger Hahnenfüße oder anderer Pflanzen sehr rasch Volumenabnahme und Zerfallserscheinungen aufweisen. Anemonol und Anemonin verhindern die Entwicklung von Schimmel und Bakterien noch in einer Konzentration von 1 : 30 000, d. h. sie sind fast so wirksam wie Sublimat. Die meisten andern Pflanzengifte zeigen diese Eigenschaft nicht oder nur in hohen Konzentrationen.

Schindler (56) arbeitet eine quantitative, biologische Bestimmungsmethode für Anemonin in pflanzlichen Zubereitungen aus auf Grund der Wachstumshemmung von *Oidium lactis*. Er setzt die *Oidium*-Einheiten als quantitatives Maß fest.

#### **b) Eigene Versuche über Darstellung und Reaktionen des Anemonols.**

Das Ziel unserer Versuche sollte die Ausarbeitung einer quantitativen Bestimmungsmethode für Anemonol sein. Der gegebene Weg schien uns die erschöpfende Wasserdampfdestillation des frischen Krautes und darauf die Bestimmung des Anemonols im Destillat, z. B. nach der Zächschens Oxydationsmethode mit Bichromat, wie sie für ätherische Öle angewendet wird (Wüst [57]). Nach den Literaturangaben, die über das Anemonol vorliegen, scheint dies ohne weiteres möglich. Unsere Versuche zeigten aber, daß das Ranunkelöl durch Wasserdampfdestillation nicht quantitativ gewonnen wird. Der Destillationsrückstand enthält immer erhebliche Mengen von Ketonkörpern, welche sich im frischen Preßsaft eben gesammelter Pflanzen nicht nachweisen lassen. Dagegen treten sie im frischen Saft gewelkter Pflanzen regelmäßig auf. Diese Ketone destillieren nicht, auch nicht nach Zusatz von Weinsäure oder bei vermindertem Druck (30 mm). Sie fehlen deshalb im frischen Destillat, bilden sich aber darin spontan, nach längerer Zeit der Aufbewahrung. Wird das frische Destillat mit Äther extrahiert und das Lösungsmittel ohne Anwendung von Wärme im Vakuum abgesaugt, so bleibt als Rückstand etwas gelbliches, stechend riechendes Ranunkelöl, das, in Wasser aufgenommen, stark positive Ketonreaktion gibt. Dem reinen Anemonol kommt diese aber nicht zu. Das frische Destillat, welches scharf und charakteristisch nach Ranunkelöl riecht, gibt mit Gadamers Reagens nicht die typische, violette, rasch verblassende Färbung. Statt dessen tritt ein helles Blau auf, das sich längere Zeit



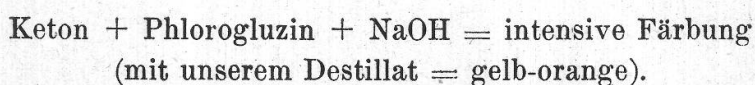
hält. Es dürfte sich um Berlinerblau handeln, da von dem stark ungesättigten Anemonol wohl ein Teil des komplex gebundenen Eisens im Nitroprussidnatrium reduziert wird. Das Ranunkelöl läßt sich also auch bei schonendster Entfernung des Lösungsmittels nicht unverändert isolieren. Beim Einengen des Ätherextraktes scheinen sich zwangsläufig Umwandlungsprodukte zu bilden. Nach den Ausführungen *A s a h i n a s* zu schließen, handelt es sich um Anemonin, Anemonsäure und Anemoninsäure, welche offenbar sowohl im Zellsaft der Pflanze wie auch in einer Lösung des Anemonols als Begleitstoffe und Zersetzungsprodukte auftreten, sobald letzteres selbst in einer gewissen Konzentration frei vorhanden ist. Daraus geht hervor, daß auch die Ketonkörper im Destillationsrückstand als Zersetzungsprodukte des Ranunkelöls angesehen werden müssen.

Da es also unmöglich war, durch Wasserdampfdestillation alles Anemonol aus dem frischen Kraut zu gewinnen, suchten wir nach einem Weg, der die Bestimmung im Mazerat oder Extrakt der Pflanze gestatten sollte.

Zunächst kam die Extraktion des frischen Pflanzensaftes mit Lösungsmitteln wie Äther, Chloroform oder Benzol in Frage. Es gelang, auf diese Weise Anemonol aus dem Preßsaft zu isolieren. Die Arbeitsweise schien uns aber aus folgenden Gründen doch nicht geeignet. Einmal entstanden ziemlich große Verluste wegen starker Emulsionsbildung, und das so gewonnene Anemonol war mit andern Extraktivstoffen verunreinigt. Bei Verwendung der *Z ä c h* schen Oxydationsmethode hätten sie die Resultate beeinflußt. Hauptsächlich bewog uns noch eine andere Überlegung dazu, keine weiteren Versuche in dieser Richtung zu machen. Nach den Beobachtungen, die wir über die Zusammenhänge zwischen dem Anemonol und seinen Derivaten und über ihr Vorkommen im Saft frischer und gewelkter Pflanzen gemacht hatten, mußten wir annehmen, daß das Anemonol normalerweise im Zellsaft der Pflanze nicht frei vorkommt oder doch nur in sehr geringen Konzentrationen. Erst während des Welkens wird es, wahrscheinlich durch Fermentwirkung, abgespalten. Folgende Tatsachen sprechen dafür. Die Zersetzung des Anemonols zu Ketonkörpern geht im Preßsaft viel rascher vor sich als im Destillat. Beim Zerkauen eines Hahnenfußblattes wird der brennende Geschmack nicht sofort, sondern erst nach einer kleinen Zeitspanne wahrgenommen. *G o r i s* (42), der ebenfalls Fermentwirkung vermutete, weist darauf hin, daß der stechende Geruch des Anemonols erst beim Zerquetschen frischer Pflanzenteile hervortritt, während die Pflanze sonst keinen auffallenden Geruch zeigt. — Wenn aber zur Bildung des Anemonols Fermentation nötig ist, so wird man die potentielle Höchstmenge nicht mit solchen Lösungsmitteln erfassen können, die ziemlich sicher als Fermentgifte wirken. Andererseits lassen sich aus bereits fermentiertem Preßsaft mit den genannten Extraktionsmitteln die Ketosäuren nicht

mehr ausziehen, da sie wasserlöslich sind. Wir hofften eher mit einer photometrischen Methode zum Ziel zu kommen. Sie sollte uns gestatten, mit Hilfe einer Farbreaktion den Gehalt des Mazerates an Anemonol-derivaten direkt zu messen. Das Anemonol selbst kann scheinbar auf diese Weise nicht bestimmt werden, weil es sich auch in den hier vorkommenden, geringen Konzentrationen schon teilweise polymerisiert und zersetzt.

Wir suchten zuerst eine brauchbare Farbreaktion. Die Gadamersche Färbung erwies sich nämlich als ungeeignet, da sie von zu vielen, schwer konstant zu haltenden Faktoren (z. B. Mischungsgeschwindigkeit der Reagentien) abhängig ist und sehr rasch verblaßt. Günstige Resultate ergab die Reaktion mit Phlorogluzin und Lauge:



Diese Farbreaktion erwies sich bei Versuchen mit einem mehrere Monate alten Destillat aus frischem Hahnenfußkraut als photometrisch gut meßbar. Die Empfindlichkeit war so groß, daß auch Bruchteile von Blättern für eine Bestimmung genügt hätten. Es wurde eine einprozentige alkoholische Phlorogluzinlösung und dreißigprozentige NaOH verwendet. Dem ketonhaltigen Destillat setzten wir zuerst 1 cc Phlorogluzinlösung und dann 2 cc NaOH zu und füllten bis zu 10 cc mit Wasser auf. Die Ablesung am Photometer muß zwischen der 7. und 10. Minute nach dem Laugenzusatz erfolgen. Optimale Extinktion und außerordentlich genaue Ablesungen erhält man mit Filter 2 des Pulfrichschen Photometers (dunkelviolet). Die Eichkurve der Farbreaktion gibt eine Gerade, auf welcher die Werte der verschiedenen Ketonkonzentrationen liegen. Das bedeutet, daß die Farbintensität mit dem Ketongehalt der Lösung direkt proportional ist.

Nun handelte es sich darum, das Anemonol und das Anemonin in Körper mit reaktionsfähiger Ketongruppe, wie die Anemon- und die Anemoninsäure, zu verwandeln. Diese Umsetzung geht im Preßsaft spontan vor sich und ebenso im Destillat, hier jedoch erst nach längerer Zeit. Wir hofften, diese Vorgänge durch chemische oder physikalische Beeinflussung zu beschleunigen und gleichzeitig so zu leiten, daß sie bei gleicher Versuchsanordnung gleiche Resultate liefern würden. Vor allem suchten wir die Bedingungen zu finden, bei denen aus dem Anemonin ein einheitlicher Ketonkörper oder doch ein Gemisch von Komponenten in gleichbleibendem Mengenverhältnis zu erhalten wäre. Wir erwarteten, daß es ähnliche Eigenschaften zeigen würde wie die alten Destillate, die zu den Vorversuchen gedient hatten. Dort konnte die spontane Umsetzung durch Einwirkung von Licht, Luft oder Wärme eingeleitet und begünstigt worden sein. Wir machten entsprechende Versuche an einem wenige Tage alten Destillat, das bereits Anemonin, aber noch keine



freien Ketonensäuren enthielt. Kochen am Rückflußkühler, auch unter Zusatz verschiedener Säuren oder schwacher Alkalien, war erfolglos. Weinsäure gab im Blindversuch nach dieser Behandlung selbst Ketonreaktion, während verdünnte Mineralsäuren scheinbar keinen Einfluß hatten. Alle Alkalien wirkten zersetzend. Auch Kochen des Destillates bei vermindertem oder erhöhtem Druck oder Bestrahlen mit ultravioletttem Licht führte zu keinem Ergebnis. Dagegen konnten wir nach Einleiten von Luft in das heiße, mit Phlorogluzin und Lauge versetzte Destillat intensive Färbung erhalten. In der Annahme, es könnte sich um eine Oxydation oder eine  $\text{CO}_2$ -Anlagerung handeln, ersetzten wir die Luft durch reinen Sauerstoff und, in einem andern Versuch, durch reines Kohlendioxyd. Jedes der beiden Experimente ergab eine weniger intensive Reaktion als die Einleitung von Luft. Die dunkelsten Färbungen erhielten wir, wenn wir abwechselnd Sauerstoff und Kohlensäure einleiteten. Im Blindversuch blieben die Reagentien allein farblos; die Färbung zeigt also eine Umsetzung des Anemonins zu Ketonkörpern an. Es gelang uns aber nicht, mit der gleichen Menge Destillat stets die gleiche Farbintensität oder auch nur denselben Farbton zu erreichen. Dies läßt darauf schließen, daß die Zusammensetzung des Reaktionsgemisches wechselte. Vergleichende Versuche über den Einfluß der Temperatur während des Einleitens der Gase konnten wir nicht mehr durchführen.

Dagegen machten wir noch einige Proben mit frischem Pflanzenmaterial. Wir stellten am Rückflußkühler ein wäßriges Dekokt her, welches, wie erwartet, schwach positive Ketonreaktion gab. Beim Photometrieren gaben wir der Vergleichslösung statt Phlorogluzin 1 cc Alkohol bei, und genau soviel NaOH wie der Gegenseite, weil sich die Farbe der Abkochung mit der Laugenmenge verändert. Um den Versuch mit der gleichen Lösung variieren zu können, setzten wir auch bestimmte Quantitäten des früher verwendeten Destillates mit bekannter Reaktionsintensität zu. Wir erhielten keine brauchbaren Resultate. Die Ablesungen bewegten sich innerhalb der Fehlergrenzen der Methode, während das zugesetzte Destillat allein vielfach höhere Werte ergab. Die Farbreaktion der Anemonolderivate wurde offenbar durch andere pflanzliche Extraktivstoffe verhindert. Da der nötige Alkaliüberschuß vorhanden war, muß das Phlorogluzin anderweitig verbraucht worden sein.

Wir sahen uns genötigt, unsere Versuche für die Bestimmung des Anemonols im zweiten Sommer hier abubrechen, weil sie nur in der warmen Jahreszeit und mit frischem Kraut durchgeführt werden können. Im Herbst scheint der Anemonolgehalt der Pflanzen auf ein Minimum zu sinken. Auch der Preßsaft sonst stark wirkender Spezies gibt nach mehrtägigem Stehen oft kaum positive Ketonreaktion.

Wir halten den von uns eingeschlagenen Weg zur Bestimmung des Anemonols nicht für aussichtslos, obwohl noch einige größere Schwierig-

keiten ungelöst sind. Soll eine photometrische Methode zur Anwendung kommen, so bleibt das Hauptproblem die Erzielung eines bei gleichen Versuchsbedingungen konstanten Reaktionsgemisches aus dem Anemonin. Daneben scheint es unerlässlich, andere Extraktivstoffe als die Anemonolderivate, vor allem das Chlorophyll, auszuschalten. Versuche müßten zeigen, ob die Reinigung der Mazerate z. B. durch Schütteln mit Kohle ohne größere Verluste an Ketonkörpern oder Anemonin möglich ist. Mit Hilfe des Photometers könnte dies an einem älteren Destillat von bekannter Reaktionsintensität leicht festgestellt und unter Umständen ein Korrekturfaktor ermittelt werden.

Die photometrische Bestimmung würde mehrere große Vorteile bieten, so die außerordentliche Genauigkeit, den sehr geringen Bedarf an Pflanzenmaterial und die Raschheit der Arbeitsweise. Aber auch die anfangs erwähnte Bichromat-Methode nach W ü s t - Z ä c h (57) oder die biologische Methode nach S c h i n d l e r (56) könnten zur Anwendung kommen, wenn es gelingt, die Mazerate zu reinigen.

Für weitere Versuche würden wir zur Extraktion nicht wie bisher frische, sondern während bestimmter Zeit gewelkte Pflanzen verwenden. Nach der Fermentation, die durch Wärme unterstützt werden kann, findet sich der größte Teil des Anemonols, das z. B. in einem Blatt produziert wird, schon zu Anemonin und Ketosäuren umgewandelt vor. Ein gutes Extraktionsmittel wäre vielleicht verdünnter Alkohol. Nach Reinigung der Auszüge müßte es möglich sein, die im vorhergehenden beschriebene Farbreaktion am Photometer auszuführen. Vergleichende Versuche würden zeigen, nach welcher Fermentationsdauer und bei welcher Wärmeanwendung möglichst hohe und übereinstimmende Ablesungen erhalten werden. Dies entspräche den Versuchsbedingungen, bei denen die Umsetzung vom Anemonin zu Ketosäuren vollständig ist. Wahrscheinlich besteht die Möglichkeit, während des Welkens der Pflanze diesen Zeitpunkt zu erfassen, noch bevor die Zersetzung zu tieferen Stufen beginnt. In dieser Weise ließe sich eine brauchbare Vergleichsmethode für die Anemonolgehalte verschiedener Ranunkeln ausarbeiten. Es ist anzunehmen, daß die Fermentation ein besseres, vor allem in der Zusammensetzung konstanteres Reaktionsgemisch liefern würde als die Behandlung mit chemischen Agentien. Dagegen ist nicht vorauszusehen, ob sie bei allen Spezies der Gattung gleich verläuft.

Zum Schluß möchten wir noch kurz zusammenfassen, was sich aus unsern Versuchen mit frischem Material über das Vorkommen des Ranunkelöls in der Pflanze folgern läßt. Anemonol ist sehr unbeständig und kann nur in großer Verdünnung, z. B. im Destillat, während kurzer Zeit unverändert bleiben. Eine Zunahme der Konzentration hat Beschleunigung der Umlagerung zu Anemonin und bald darauf teilweise Zersetzung zur Folge. Die Polymerisation ist im Destillat bis zu einem



gewissen Grad reversibel, wenn die Azidität gegen das saure Gebiet verschoben wird. Dann kann mit der Gadamerschen Reaktion vorübergehend wieder Anemonol nachgewiesen werden (bleibende Blaufärbung). Dagegen ist die Zersetzung des Anemonins zu Säuren mit freier Ketongruppe nicht mehr rückgängig zu machen. Ähnliche Verhältnisse gelten offenbar auch im Zellsaft der Pflanze. Frischer Preßsaft von nicht gewelktem Kraut gibt keine Ketonreaktion, auch nicht nach dem Aufkochen. Im frischen Saft gewelkter Pflanzen lassen sich dagegen Ketonkörper nachweisen, entweder sofort, wenn die Zersetzung des aus dem Anemonol gebildeten Anemonins schon begonnen hat, oder nach kurzem Aufkochen, wenn seine Laktonringe noch unverändert geblieben sind.

Während des Welkens muß also, wohl durch fermentative Vorgänge, mehr Anemonol gebildet worden sein, als sich im Zellsaft frei und unverändert halten kann. Wahrscheinlich spaltet es sich aus einem größeren Molekül ab, vielleicht unter Freisetzung von Wasser. Die Bildung des Anemonols steht jedenfalls mit dem Wasserhaushalt der Pflanze in Beziehung, in dem Sinne, daß es bei Wasserverlust in größeren Mengen produziert wird. Wie wir an den anatomischen Präparaten nachweisen konnten, erreicht es in der frischen Pflanze überall dort die größte Konzentration, wo die Verdunstung am intensivsten ist (vgl. S. 427 und 480 *Laubblatt*).

### **c) Versuche über die Hautwirkung des frischen Krautes verschiedener Hahnenfüße.**

B a s i n e r (37) und besonders K u s k e (51) haben die Wirkung des frischen Hahnenfußkrautes auf die menschliche Haut beschrieben. Uns interessierte ein Vergleich der Wirkung verschiedener Spezies.

Zum Versuch wurde ein Blatt oder ein Teil davon zerquetscht und mit Verbandstoff auf dem Oberschenkel befestigt. Bei stark giftigen Arten war nach einer Stunde Rötung der Haut festzustellen. Nach zwei Stunden wurde ein Brennen verspürt; nach drei Stunden war die Stelle geschwollen und hart, und es trat Juckreiz auf. Die volle Reaktion machte sich erst am folgenden Tag allmählich bemerkbar, in der Art, wie sie von K u s k e beschrieben worden ist. Wir beobachteten ebenfalls einen entzündlichen Hof und in der Mitte eine anämische, nach subjektivem Empfinden stärker und bis in einige Tiefen angegriffene Stelle. Mit Brandwasser gefüllte Blasen bildeten sich zuerst am Rand. Nach 1—2 Tagen flossen sie zusammen, und auch die Haut über dem anämischen Mittelstück hob sich allmählich ab. Die so entstandene, große Blase füllte sich während mehrerer Tage, anscheinend aus der Mitte der angegriffenen Hautstelle, immer neu mit Serum. Möglicherweise hängt die Bildung zweier verschiedener Läsionszonen mit dem un-

gleichen Luftzutritt während des Kontaktes mit dem Hahnenfußblatt zusammen. Als stark ungesättigter Körper nimmt das Anemonol aus seiner Umgebung wohl in erster Linie Sauerstoff auf, vermag aber auch organische Verbindungen anzugreifen und daraus vielleicht ganze Atomgruppen zu entziehen. Es ist verständlich, daß dann die mittlere Läsionszone der Haut, welche von der Luft abgeschlossen ist, stärker und wahrscheinlich in anderer Weise verändert wird als der Rand der angegriffenen Stelle. — Bei wenig giftigen Spezies bildete sich nur ein geröteter Fleck auf der Haut, welcher entweder verschwinden oder ebenfalls eine kleine, nicht schmerzhaft Blase bilden konnte.

*R. Steveni*, *R. breyninus*, *R. repens*, *R. montanus*, *R. bulbosus*, *R. arvensis*, *R. Flammula*, *R. gramineus* gaben alle starke Hautreaktion.

*R. sceleratus*, *R. Thora* und *R. parnassifolius* wirkten sehr stark.

Schon nach einstündigem Kontakt der Haut mit dem zerquetschten Kraut trat nachträglich starke Blasenbildung auf. Das Blatt von *R. parnassifolius* wurde in der seinem zehnfachen Gewicht entsprechenden Wassermenge zerrieben, ein Gazestück darin getränkt und auf der Haut befestigt. Dies bewirkte noch schwache Blasenbildung. Dagegen rief die zerquetschte Wurzel derselben Pflanze fast keine Hautreaktion hervor.

Das Kraut von *R. glacialis* verursachte schwache Blasenbildung.

Mit *R. Lingua*, *R. aconitifolius* und *Ficaria verna* konnten wir in wiederholten Versuchen keine Hautreaktion beobachten, ebensowenig mit den *Auricomi*. Jedoch gab fermentierter Preßsaft von *R. aconitifolius* noch schwach positive Gadamersehe Reaktion.)

Im Vergleich mit den Feststellungen von K o b e r t (46), B o a s und S t e u d e (40) und andern Autoren zeigen unsere Versuche übereinstimmend, daß vor allem *R. sceleratus* sehr stark giftig ist. *R. Thora* haben wir für mindestens ebenso wirksam befunden. Andererseits wird *R. repens* von B o a s und S t e u d e und andern als wenig oder gar nicht giftig bezeichnet, während wir damit starke Hautreaktion hervorrufen und auch den brennenden Geschmack feststellen konnten. Dagegen haben wir mit mehreren Spezies keine Wirkung erhalten, von denen feststeht, daß sie in andern Fällen giftig wirkten. Um ein zufälliges Versagen des Versuchs kann es sich nicht handeln, weil gleichzeitig auch der scharfe Geschmack dem Kraut fehlte. Aus der Gegenüberstellung dieser zum Teil widersprechenden Befunde scheint uns hervorzugehen, daß die *R.*-Arten nicht immer gleich anemonolhaltig sind. Der Grad der Wirksamkeit hängt teils vom Standort und der Jahreszeit ab, zum Teil ist er wohl bei verschiedenen physiologischen Rassen einer Spezies nicht gleich.

Die Giftigkeit des *R. glacialis* ist gelegentlich bezweifelt worden. Unser Versuch beweist, daß er anemonolhaltig ist, wenn auch vielleicht



in geringem Maße. (Zum Versuch wurde das Kraut eines nach Zürich verpflanzten, hier überwinterten *R. glacialis* verwendet, der sich nicht gut akklimatisiert hatte, im Gegensatz zu *R. Thora* und *R. parnassifolius*, welche üppig gediehen.)

Von allen in der Schweiz vorkommenden Hahnenfußarten werden wohl nur *Ficaria verna* und *R. glacialis* noch gelegentlich verwendet. *Ficaria* liefert Salat, während *R. glacialis* in der Volksmedizin auch heute noch eine gewisse Rolle spielt. Die Bergbevölkerung verwendet ihn, besonders im Wallis, unter dem Namen « Steinbock », zu Tee bei Husten und Angina. Im Unterengadin wird er den Schweinen als Abführmittel verfüttert.

#### d) Über das Saponinvorkommen bei den Hahnenfußarten.

Innerhalb der Ranunculaceen sind saponinhaltige Vertreter häufig. K o f l e r (47) bezeichnet *Ficaria verna* als saponinhaltig.

G i l g und S c h ü r h o f f (43) studieren die Bedeutung des Saponinvorkommens innerhalb der Ranunculaceentribus der Anemoneae für die Pflanzensystematik. Die Versuche wurden mit Herbarmaterial auf Blutgelatine gemacht. Bei der Gattung *Anemone* war stets Saponin vorhanden, bei *Adonis* dagegen nicht. Auf Grund von Stichproben vermuten die Autoren, daß bei *Ranunculus* teils saponinhaltige, teils saponinfreie Spezies vorkommen. Bei *Ficaria* fanden sie Saponin, in der Sektion *Marsypadenium* hie und da; bei *Hypolepium*, *Thora*, *Butyranthus* konnten sie keines nachweisen<sup>1</sup>.

G a l l e t t i (41) beschreibt die Wirkung frischen Hahnenfußkrautes auf das Vieh, wobei er Symptome aufzählt, die sowohl das Anemonol (vgl. B a s i n e r, zit. S. 505 [37]) als auch das Saponin auslösen kann. (K o f l e r [47] charakterisiert die Saponinwirkung: auf der intakten Haut nach wiederholter Behandlung Rötung, Jucken, Brennen, schmerzender Pustelausschlag; nach intravenöser Saponininjektion Tod durch Atemlähmung oder, bei kleineren Dosen, Brechdurchfall, Lähmung zuerst der hinteren Extremitäten, zuletzt Reaktionslosigkeit. Sektionsbefund: Erstickungsanzeichen, Schädigung des Herzens, starke Schädigung des Verdauungstraktes.) G a l l e t t i erwähnt, daß auch das getrocknete Kraut in großen Mengen beim Vieh gleiche Erscheinungen hervorrufe wie frisch genossenes Hahnenfußkraut. — Er untersucht eine Mischung ungefähr gleicher Mengen von *R. arvensis*, *R. acer* und *R. bulbosus*, indem er sie trocknet und die einzelnen Organe getrennt

<sup>1</sup> Einteilung nach P r a n t l (22). Sektion *Marsypadenium* = Sektion *Auricomus*, *Hecatonia*, *Epirotes*. Sektion *Hypolepium* = Sektion *Leucoranunculus*, *Ranuncella*, *Graminifolius*, *Crymodes*. Sektion *Butyranthus* = Sektion *Chrysanthé*, *Echinella*, *Flammula*.

(aber von allen drei Spezies zusammen) verarbeitet. Die Hämolyseversuche ergaben, daß die Früchte am saponinreichsten waren; dann folgen die Blätter und an letzter Stelle die Blüten und Stiele. Der Grad der Hämolyse wird mit + bezeichnet. Versuche über die Lipolyse werden in ähnlicher Weise gemacht und ergeben dieselbe Reihenfolge für den Saponingehalt der verschiedenen Pflanzenorgane. Galletti vermutet, daß die Saponine oder saponinähnliche Substanzen, welche die R.-Arten enthalten, an den Viehschäden beteiligt sind, die der Genuß des Krautes hervorruft.

Hering (44) gibt eine gut ausgearbeitete Methode zur Bestimmung des hämolytischen Index (H. I.), die er zur Saponinbestimmung an der Sarsaparillwurzel verwendet. Wir haben diese Methode für unsere H.-I.-Bestimmungen übernommen.

#### **e) Eigene Versuche zur Bestimmung des Saponingehaltes verschiedener Hahnenfußspezies.**

Wie aus den Literaturangaben mehrfach hervorgeht, ist die Wirkung des Ranunkelöls oder des Anemonins im Tierversuch oft überraschend ähnlich mit jener der Saponine (parenteral). Die Vermutung liegt nahe, daß es sich bei den Vergiftungen mit Hahnenfußkraut um eine kombinierte Wirkung beider Substanzgruppen handle, wie auch Galletti andeutet. Selbst die Hautreaktion der Saponine ist jener des Anemonols nicht unähnlich, obwohl weniger heftig, und es konnte zumindest angenommen werden, daß das Saponin vielleicht die Vorbedingung zur starken Anemonolwirkung schaffe. Die Wirksamkeit des reinen Anemonols steht zwar fest, doch überrascht die große Aktivität des frischen Krautes, welches das Gift nur in verhältnismäßig geringer Menge in freiem Zustand enthalten kann, trotzdem. Die Bestimmung des hämolytischen Index (H. I.) mußte über diese Zusammenhänge einige Anhaltspunkte geben. Wir erwarteten, bei den Spezies mit der stärksten Hautwirkung auch den höchsten Saponingehalt zu finden.

Zur Bestimmung des H. I. benützten wir die Methode von Hering (44). Häufig trat der Fall ein, daß wir mit seiner Versuchsanordnung keine vollständige Hämolyse erreichten. Da uns von einigen Spezies sehr wenig Material zur Verfügung stand und die Verwendung konzentrierter Mazerate oder die Wiederholung des Versuchs manchmal nicht möglich war, arbeiteten wir hie und da mit einer Saponinvorlage, welche wir einer ganzen Versuchsreihe zusetzten. Hatten wir z. B. den Blutfaktor nach Hering zu 1,1 bestimmt, so waren 0,45 cc der Test-saponinlösung zur vollständigen Hämolyse nötig gewesen. In diesem Fall legten wir 0,4 cc derselben Saponinlösung in jedem Reagensglas vor, wodurch schon eine teilweise Hämolyse zustande kam. Das be-



deutet, daß jetzt 0,05 cc der Testsaponinlösung zur vollständigen Hämolyse genügen würden, und es läßt sich dementsprechend ein kleinerer Blutfaktor (der Blutfaktor drückt die relative Widerstandsfähigkeit des Blutes gegen Hämolyse aus) errechnen. Auf diese Weise kann man in einigen Fällen noch Hämolyse erzielen, wo sonst auf vergleichbare H.-I.-Zahlen verzichtet werden müßte.

Da auch dies nicht immer gelang, arbeiteten wir noch mit der Blutzählkammer, um wenigstens die Abnahme der Erythrozyten feststellen zu können. Wir beobachteten, daß ein gewisser Mazeratzusatz zum Blut mit der Saponinvorlage regelmäßig den Hämolysegrad herabsetzt. Erst größere Mengen von Pflanzenextrakt bewirken wieder stärkere Auflösung der Blutkörperchen. Zählt man schon nach 12 Stunden aus, so findet man oft in dem Röhrchen mit dem größten Mazeratzusatz die meisten intakten Erythrozyten. Nach 24 Stunden dringt aber die Saponinwirkung meist durch, und das Erythrozytenmaximum verschiebt sich gegen die kleineren Extraktzusätze hin. Dies beweist, daß im Zellsaft auch Stoffe enthalten sind, welche die Hämolyse verhindern können.

Die Vorversuche zu den H.-I.-Bestimmungen machten wir mit *Ficaria verna* und zum Teil auch mit *R. arvensis*, weil uns von diesen beiden Spezies am meisten Material zur Verfügung stand. Wir verglichen verschiedene Trocknungs- und Stabilisationsmethoden am blühenden Kraut mit Wurzel (Trocknung bei 45°, 60°; 5 oder 10 Minuten bei 105° stabilisiert, dann bei 60° getrocknet). Alle diese Versuche lieferten kleinere H.-I.-Werte als jene, die mit der entsprechenden Menge des frischen Krautes angesetzt worden waren<sup>1</sup>. Die Saponinverluste betrugen meist mehr als ½. Wir arbeiteten deshalb immer mit frischem,

<sup>1</sup>Ergebnisse der Vorversuche zur Trocknung: (Resultate auf Frischdroge berechnet; Trocknung und Stabilisation im Lufttrockenschrank.)

<i>Ficaria verna</i>									H. I.		
Um	8	Uhr	gewonnen,	15'	bei	105°,	dann bei	60°	getrocknet	192	
»	11	»	»	10'	»	105°,	»	»	60°	»	296
»	14	»	»	10'	»	105°,	»	»	60°	»	156
»	16	»	»	5'	»	105°,	»	»	60°	»	296

Trocknung bei 45° und 60° ohne vorherige Stabilisation ergab, bei Verwendung gleicher Pflanzenmengen wie oben, in den Vorversuchen zur Bestimmung des H. I. keine Hämolyse mehr. Mit *R. arvensis*, dessen Saponingehalt viel geringer ist als der von *Ficaria*, machten wir analoge Trocknungsversuche, ebenso mit *R. sceleratus*. Wir erhielten selbst nach vorausgegangener Stabilisation (auch 3' bei 110°) keine Hämolyse. Die ungleichmäßigen Resultate bei *Ficaria* (vgl. Resultate aus frischem Kraut S. 517) überraschen nicht, weil die optimalen Versuchsbedingungen (besonders Dauer der Stabilisationszeit) noch nicht ausgearbeitet waren. Immerhin läßt sich den Ergebnissen entnehmen, daß die Trocknung mit vorausgehender Stabilisation zur Erhaltung eines möglichst hohen Saponingehaltes in Drogen empfehlenswert ist. Doch treten auch hier nicht unbedeutende Verluste an Saponin ein, wie der Vergleich mit frischem Kraut zeigt.

trockenem Kraut, das wir von Erde und durren Blättern befreien. Die ganze Pflanze wurde sofort gewogen und im Mörser mit Seesand zerrieben, dann alles mit Phosphatpufferlösung nach Hering aufgenommen und während einer Stunde geschüttelt. Danach zentrifugierten wir die Flüssigkeit von den festen Bestandteilen ab und setzten sogleich den Vorversuch für die Hämolyse an. Die Mazerate wurden im Eisschrank aufbewahrt, bis der zweite, genaue Versuch ausgeführt werden konnte.

Unser Verfahren hat den Nachteil, daß während der Versuchsdauer Verluste an Wirkungswert des Saponins entstehen, weil die pflanzlichen Fermente noch aktiv sind. Dies macht sich darin bemerkbar, daß der H. I. beim zweiten, verfeinerten Versuch manchmal schon nicht mehr innerhalb des zuerst gefundenen Konzentrationsintervalles liegt. In diesem Fall nahmen wir den entsprechenden kleinsten Grenzwert an. Unterzöge man die frische Droge einer Stabilisation, so würde diese Fehlerquelle zwar wegfallen. Doch waren wir darauf angewiesen, den Weg zu wählen, der uns die absolut größten H.-I.-Zahlen lieferte. Bei den kleinen Materialmengen hätten wir sonst die Empfindlichkeitsgrenze des Versuchs unterschritten. Es handelte sich ja nicht darum, den H. I. als Ausdruck des Wirkungswertes einer Droge zu ermitteln, sondern von verschiedenen R.-Arten untereinander vergleichbare Zahlen zu erhalten.

Eine weitere Schwierigkeit unserer Arbeitsweise besteht darin, daß die Saponinlösungen nach dem Zentrifugieren immer noch stark opaleszieren. Die übliche Beurteilung des Hämolyseresultates mit der Leseprobe gelingt daher nicht. Wir untersuchten einen Tropfen der frisch aufgeschüttelten Flüssigkeit bei 30facher Vergrößerung im Mikroskop. Wenn sich pro Gesichtsfeld noch mehr als 10 runde, nicht deformierte Erythrozythen fanden, betrachteten wir die Hämolyse als unvollständig. Im nächsten Reagensglas waren dann keine intakt gebliebenen Blutkörperchen mehr auffindbar. Dies entspricht ungefähr den Verhältnissen bei der Beurteilung von blanken Lösungen.

Nachdem die geeignete Versuchsanordnung gefunden war, verglichen wir die H.-I.-Zahlen von *Ficaria verna* zu verschiedenen Tageszeiten. Morgens fanden wir die kleinsten Werte, über Mittag war ein Maximum zu verzeichnen und dann ein langsames Absinken im Laufe des Nachmittags. Alle Versuche wurden in zwei parallelen Reihen angesetzt. Sie ergaben für *Ficaria verna* folgende H.-I.-Werte im Verlauf des Tages :

8 <sup>30 h</sup>	11 <sup>h</sup>	14 <sup>h</sup>	16 <sup>h</sup>	
387	438	460	427	bei Regen
	460	493	420	bei Sonne.



Unter den übrigen *R.*-Arten wählten wir solche aus, die uns bei den Versuchen über die Hautreaktion durch besonders starke oder geringe Wirkung aufgefallen waren, und zwar verwendeten wir die frischen, über Mittag gewonnenen Pflanzen. Wir erhielten folgende H.-I.-Werte :

<i>R. arvensis</i>	. . .	6,25	um 11 <sup>h</sup>
<i>R. arvensis</i>	. . .	12,5	um 15 <sup>h</sup>
<i>R. parnassifolius</i>	. . .	5,6	im Kraut
<i>R. parnassifolius</i>	. . .	4,0	in der Wurzel
<i>R. sceleratus</i>	. . .	2,8	
<i>R. Thora</i>	. . .	starke Hämolyseverhinderung beobachtet	
<i>R. Lingua</i>	. . .	kein eindeutiges Versuchsergebnis.	

Diese Resultate zeigen, daß von allen hier untersuchten Spezies nur *Ficaria verna* einen nennenswerten Saponingehalt hat. Wie schon erwähnt, konnten wir bei dieser Art keinen Anemonolgehalt feststellen, weder durch Hautreaktion noch mit der Geschmacksprobe. Ebenso wenig gelang es, im Dekokt Anemonolderivate nachzuweisen. (Nach K o b e r t [46] kann auch *Ficaria* giftig sein). *R. Lingua*, bei dem wir gleichfalls kein Anemonol fanden, ist im Gegensatz zu *Ficaria* sehr arm an Saponin. Bei *R. Thora* beobachteten wir auch keine Anzeichen einer Auflösung von Blutkörperchen. Dagegen macht sich hier eine starke Hämolyseverhinderung geltend, welche die Wirkung der Saponintestlösung sogar aufzuheben vermag.

Der Ausfall unseres Versuches läßt zwar nicht darauf schließen, daß *R. Lingua* und *R. Thora* kein Saponin enthalten. Aber ihr Gehalt daran ist sicher gering und jedenfalls kleiner als bei den andern von uns untersuchten Spezies.

Vergleicht man die hämolytischen Indices der verschiedenen Hahnenfußarten mit ihrer Wirkung auf die Haut, so muß man annehmen, daß ihre blasenziehenden Eigenschaften ausschließlich auf den Anemonolgehalt zurückzuführen sind. *R. sceleratus*, *R. Thora* und *R. parnassifolius* sind die drei giftigsten, von uns untersuchten Hahnenfüße, aber ihr hämolytischer Index ist sehr klein.

Eine Wechselbeziehung zwischen den beiden Wirkstoffen der Ranunkelarten besteht offenbar nicht, wie das Beispiel von *Ficaria* und *R. Lingua* zeigt. Sie erzeugten in unsern Versuchen keine Hautreaktion. Beide sind also arm an Anemonol, aber ihr Gehalt an Saponin ist sehr verschieden. Andererseits stellten wir bei *R. parnassifolius* große Unterschiede in der Giftigkeit des Krautes und der Wurzeln fest. Aber die hämolytische Wirksamkeit beider Organe erweist sich als fast gleich. Wahrscheinlich ist der Saponingehalt vom Anemonolgehalt völlig unabhängig.

Leider stand uns für die H.-I.-Bestimmung von *R. glacialis* kein Material zur Verfügung. Es wäre interessant, seinen Saponingehalt zu kennen. Vielleicht verdankt er ihm eine expektorierende Wirkung, welche seine Verwendung als Hustenmittel erklären könnte. Vermutlich hat er auch bakterizide Eigenschaften, wie sein Anemonolgehalt erwarten läßt.

Den Saponingehalt von *R. acer* und *R. bulbosus* hat Galletti nachgewiesen. Gilg und Schürhoff (43) finden dagegen bei den *Butyranthi*<sup>1</sup> allgemein kein Saponin. Es wird sich bei den Vertretern dieser Gruppe um geringe Mengen handeln, die etwa mit dem von uns für *R. arvensis* ermittelten Gehalt vergleichbar sein dürften.

Aus unsern Versuchen über den Saponingehalt und die Anemonolwirkung verschiedener R.-Arten glauben wir folgendes schließen zu dürfen :

1. Der Saponingehalt ist für die Vergiftungserscheinungen beim Vieh nach Genuß von Hahnenfußkraut nicht verantwortlich. Gerade die stark wirkenden Arten sind saponinarm. Auch werden geringe Mengen der meisten Saponine peroral gut vertragen. Die gelegentlich beobachtete Giftwirkung von getrocknetem Kraut muß wohl auf seinen Anemoningehalt zurückgeführt werden.
2. Ein Zusammenhang oder ein Antagonismus zwischen Anemonol- und Saponinvorkommen scheint nicht zu bestehen.

### C. Zusammenfassung.

1. Zusammenfassung der bisherigen Literatur über die Anatomie der Ranunculus-Arten.
2. Die anatomischen Merkmale der einzelnen Organe von *Ranunculus* werden nach allgemeinen Gesichtspunkten besprochen.
3. Die verschiedenen Ranunculus-Arten werden beschrieben und die Resultate differentialdiagnostisch ausgewertet; vor allem berücksichtigen wir die Stengelstruktur und die Verholzung der Bündelscheiden. Im Grad und Zeitpunkt der Verholzung von Perizykel- und inneren, markseitigen Faserscheiden treten artspezifische Unterschiede auf.
4. Auf Grund der anatomischen Untersuchungsergebnisse wird die frühere systematische Gruppe *Euhypolepium* Prantl aufgeteilt und die Aufstellung einer neuen Sektion *Graminifolius* begründet.
5. Die Bedingungen für eine quantitative Anemonolbestimmung werden studiert, besonders die Möglichkeit der Isolierung und die Be-

---

<sup>1</sup> *Butyranthi* nach Prantl: Sektionen *Chrysanthae*, *Flammula*, *Echinella*.



- ständigkeit des Anemonols und seiner Umwandlungsprodukte.
6. Die Hautwirkung einzelner Hahnenfußarten wird im Selbstversuch ausprobiert und verglichen.
  7. Der Saponingehalt von *Ficaria verna*, *R. arvensis*, *R. parnassifolius*, *R. sceleratus*, *R. Thora*, *R. Lingua* wird an Hand der hämolytischen Indices beurteilt. Eine Parallele zwischen Saponingehalt und Hautwirkung der einzelnen Spezies besteht nicht.

### Literaturverzeichnis

#### A. Anatomie

1. Arber, A. Studies in Flower Structure. On the Vascular Supply to the Nectary in *Ranunculus*. Ann. Bot. **50** 305 (1936).
2. Benson, L. Pacific States *Ranunculi*. American Journ. Bot. **23** 26 und 169 (1936).
3. Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Teil, **1—3** 64 Leipzig (1897).
4. Flück, H., Schlumpf, E., Siegfried, K. Pharmakognostischer Atlas zur Ph. Helv. V. Zürich (1935).
5. Häfliger, E. Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln der *Auricomus*-Gruppe. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. **53** 317 (1943).
6. Hasler, O. Entwicklungsgeschichte und vergleichende Anatomie der pharmakognostisch wichtigen *Rhamnus*-rinden, unter besonderer Berücksichtigung der Calciumoxalatbildung. Diss. ETH Zürich (1936).
7. Hawker, E. A Quantitative Study of the Geotropism of Seedlings with Special Reference to the Nature and Development of their Statolith Apparatus. Ann. Bot. **46** 121 (1932).
8. Hegi, G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa **3** 540 München (1928).
9. Hirmer, M. Zur Kenntnis der Schraubenstellung im Pflanzenreich. Planta **14** 132 (1931).
10. Koch, W. Studien über kritische Schweizerpflanzen. Schweizerische Arten aus der Verwandtschaft des *Ranunculus auricomus*. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **42** 740 (1933) und *ibid.* **43** 126 (1934). Zweiter Beitrag zur Kenntnis des Formenkreises von *R. auricomus* *ibid.* **49** 541 (1939).
11. Köstlin, H. Zur physiologischen Anatomie gelber *Ranunculus*-blüten. Bot. Arch. **7** 325 (1924) und *ibid.* **11** 464 (1925).
12. Kumazawa, M. Pollen grain morphology in *Ranunculaceae*, *Lardizabalaceae* and *Berberidaceae*. Jap. Journ. Bot. **8** 19 (1936/37).
13. Maue, G. Beitrag zur Pharmakognosie der *Ranunculaceen* und *Berberidaceen*. Diss. Phil. Basel (1926).
14. Maurizio, A. Schweizerische Honigtypen. 3. Vergißmeinnichthonig. Schweiz. Bienen-Zeitung, Heft 1—3 (1940).
15. Maxwell, F. B. A Comparative Study of the Roots of *Ranunculaceae*. Bot. Gaz. **18** 8, 41, 97 (1893).
16. Meyer, A. Die *Ranunculaceen*, Bot. Hefte. Forschungen aus dem botanischen Garten zu Marburg I. Heft (1885).
17. Moebius, M. Abhandlung über die physiologische Anatomie gelber *Ranunculus*-blüten. Bot. Arch. **7** 325 (1914). Noch einmal über den Glanz gelber *Ranunculus*-blüten *ibid.* **11** 464 (1925).

18. Nestler, A. Der anatomische Bau der Laubblätter der Gattung Ranunculus. Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldinae-Carlinae Germanicae Naturae Curiosum **63** 285 Halle (1894).
19. — Die Wasserspalten *ibid.* **64** 143 (1894).
20. Ovczinnikov, P. in Flora URSS **7** 325—509 Moskau, Leningrad (1937).
21. Parkin, J. The Glossy Petal of Ranunculus. Ann. Bot. **42** 739 (1928).  
 — The Structure of the Starch Layer in the Glossy Petal of Ranunculus *ibid.* **45** 201 (1931).  
 — The Glossy Petal of Ranunculus: A Correction *ibid.* **46** 188 (1932).  
 — The Structure of the Starch Layer *ibid.* **49** 283 (1935).
22. Prantl. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Bot. Jahrbuch für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie **9** 225 (1888).
23. Rouy und Foucaud. Flore de France **1** 57 Tours (1893).
24. Sargent, E. A Theory of the Origin of Monocotyledons, founded on the Structure of their Seedlings. Ann. Bot. **17** 1 (1903).
25. Schaffnith, K. Über die Nektarien der Ranunculaceen, unter Berücksichtigung der kronartig gefärbten Blütenteile. Diss. Erlangen (1904).
26. Schinz und Keller. Flora der Schweiz I. Teil. Zürich (1923).
27. Schöffel, K. Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. Planta **17** 315 (1932).
28. Smith, G. E. On the Orientation of Stomata. Ann. Bot. **49** 451 (1935).
29. Smith, G. H. Vascular Anatomy of Ranalian Flowers. Bot. Gaz. Chicago **82** 1 (1926).
30. Spach, E. Histoire naturelle des végétaux. Phanérogames. **7** 191 Paris (1839).
31. Strasburger, E. Das botanische Praktikum 242 Jena (1923).
32. Schwarz, Fr. Metachromatische Färbungen pflanzlicher Zellwände durch substantive Farbstoffe. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **42** 21 (1924).
33. Wiegand, K. The Structure of the Fruit in the Order Ranunculaceae. Proc. of Americ. Microscop. Soc. **16** 69 (1895).
34. van Wisselingh, C. Over de Zaadhuid der Ranunculaceen. Pharm. Weekbl. **61** 1509 (1924).
35. Worsdell, B. W. A Study of the Vascular System in Certain Orders of the Ranales. Ann. Bot. **22** 651 (1908).

*B. Chemie.*

36. Asahina, Y. Sur la constitution de l'anémone. J. Pharm. Chim. **12** 293 (1915).  
 — Sur la tétrahydroanémone *ibid.* **21** 135 (1920).  
 — Synthèse et constitution de l'anémone *ibid.* **22** 22 (1920).  
 — Action des acides et des alcalis sur l'anémone *ibid.* **23** 58 (1921).
37. Basiner, A. Die Vergiftung mit Ranunkelöl, Anemonin und Cardol in Beziehung zu der Cantharidinvergiftung. Diss. Dorpat (1881).
38. Beckurts. Beiträge zur Kenntnis des Anemonins. Arch. Pharm. **230** 182 (1892).
39. Boas, Fr. Ensayo sobre ciertas propiedades características de las Ranunculáceas. Lilloa **4** 173 (1939).
40. Boas und Steude. Über die Wirkung von Anemonin auf Mikroorganismen. Biochem. Z. **279** 417 (1935).
41. Galletti. Sulla probabile presenza e ripartizione delle Saponine nel genere « Ranunculus ». Biochimica e Terapia sperimentale **18**, Heft 8, S. 7 (1931).
42. Goris, A. Sur un principe lacrymogène des racines de Ranunculus Thora. C. R. hebdomadaire Séances Acad. Sci. **205** 624 (1937).



43. Gilg und Schürhoff. Die Bedeutung des Saponinvorkommens innerhalb der Ranunculaceentribus der Anemoneae für die Pflanzensystematik. Arch. Pharm. **270** 217 (1932).
  44. Hering, K. Bestimmung des hämolytischen Index von Radix Sarsaparillae. Arch. Pharm. **268** 24 (1930).
  45. Hof, C. W. Saponine aus der Familie der Primulaceen. Diss. Frankfurt (1927).
  46. Kober. Lehrbuch der Intoxicationen 344 Stuttgart (1893).
  47. Kofler. Die Saponine. Wien (1927).
  48. Kipping, Fr. Das Lacton der Gamma-Oxyvinylacrylsäure, Protoanemonin. J. chem. Soc. London. Jahrg. 1935. II. Teil 1145
  49. Klein, G. Handbuch der Pflanzenanalyse. Spez. Analyse 2. Teil, Organische Stoffe II, Saponine S. 1095 Wien (1932).
  50. Kuhn, A. Die Veränderungen der anemoninhaltigen Tinkturen. Ph. Z. H. **75** 405 (1934).  
— ibid. **76** 269 (1935).
  51. Kuske, H. Über durch Ranunculus acer verursachte Hautveränderungen. Diss. Bern (1936).
  52. Lettré H. und Inhoffen H. H. Über Sterine, Gallensäuren und verwandte Naturstoffe. Stuttgart (1936).
  53. Morgenthaler O. und Maurizio A. Die «Bettlacher Maikrankheit», eine Vergiftung mit Hahnenfußpollen. Schweiz. Bienenzeitung, Heft 11 (1941).
  54. Raymond-Hamet. Etude pharmacodynamique de l'Anemone pulsatilla. Bull. Sc. Pharmacol. **34** 143 (1927).
  55. Schaub, C. Chemisch-pharmakologische Untersuchungen über Adonis vernalis und Paralleldrogen. Diss. Braunschweig (1933).
  56. Schindler, H. Eine quantitative biologische Bestimmungsmethode von Anemonin in pflanzlichen Zubereitungen verschiedener Ranunculaceen. Z. ges. exp. Med. **102** 778 (1938).
  57. Wüst, A. Untersuchungen über den Einfluß verschiedener Schweizerböden auf Ertrag und Gehalt einiger Arzneipflanzen. Diss. Zürich (1940).
-