

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 65 (1955)

Artikel: Systematische und zytogenetische Untersuchungen an einigen Ranunculus-Arten aus der Nemorosus-Gruppe

Autor: Hess, Hans

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-45985>

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: 11.01.2026

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

Systematische und zytogenetische Untersuchungen an einigen Ranunculus-Arten aus der Nemorosus-Gruppe

Von Hans Hess

Institut für spezielle Botanik der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich

Eingegangen am 20. Dezember 1954

Inhaltsverzeichnis	Seite
I. Einleitung und Problemstellung	273
II. Zur Nomenklatur des <i>Ranunculus nemorosus</i> DC.	274
III. Herkunft des Untersuchungsmaterials	275
IV. Beschreibung der untersuchten Arten	276
1. Äußere Morphologie, Standorte	276
a) <i>Ranunculus nemorosus</i> DC.	276
b) <i>Ranunculus radicescens</i> Jord.	278
c) <i>Ranunculus polyanthemophyllus</i> Koch et Hess	280
d) <i>Ranunculus lanuginosus</i> L.	282
2. Anatomische Untersuchungen	282
a) Methoden	283
b) Ergebnisse	283
a) Hauptstengel	283
β) Blütenstiel	284
γ) Blattstiel	284
δ) Blatt	285
V. Genetische Untersuchungen	286
1. Methoden	286
2. Ergebnisse	286
a) Selbstungen	286
b) Reziproke Kreuzungen von <i>Ranunculus nemorosus</i> mit <i>Ranunculus lanuginosus</i>	287
c) Reziproke Kreuzungen von <i>Ranunculus radicescens</i> mit <i>Ranunculus lanuginosus</i>	287
d) Reziproke Kreuzungen von <i>Ranunculus radicescens</i> mit <i>Ranunculus nemorosus</i>	287
Diagnose des Bastards	289
e) Reziproke Kreuzungen von <i>Ranunculus radicescens</i> mit <i>Ranunculus polyanthemophyllus</i>	290
Diagnose des Bastards	290
f) Reziproke Kreuzungen von <i>Ranunculus nemorosus</i> mit <i>Ranunculus polyanthemophyllus</i>	290
Diagnose des Bastards	291
g) Tripelbastarde	291
VI. Zytologische Untersuchungen	291
1. Methoden	291
a) Fixiergemische	291
b) Entwässerung	292
c) Färbung	292

	Seite
2. Ergebnisse	294
a) Die Zahl der somatischen Chromosomen	294
b) Zur Entwicklung des weiblichen Gametophyten	295
α) Der Embryosack	295
β) Das Endosperm	295
c) Zur Entwicklung des männlichen Gametophyten	296
α) Das Antherentapetum	296
β) Die Meiose	296
γ) Die Keimung des Pollens	297
VII. Diskussion der Ergebnisse	297
VIII. Zusammenfassung	298
IX. Literaturverzeichnis	300

I. Einleitung und Problemstellung

Es ist für den Systematiker oft unmöglich, einen *Ranunculus* der *nemorosus*-Gruppe, zu der in der Schweiz *R. nemorosus* DC., *R. radicescens* Jord. und der in dieser Arbeit neu beschriebene *R. polyanthemophyllus* Koch et Hess gehören, mit Sicherheit einem Typus zuzuweisen. Aus vielen Gebieten sind Zwischenformen bekannt, von denen man nicht weiß, ob sie als Bastarde oder als erbkonstante systematische Einheiten aufgefaßt werden müssen. Wenn die Arten normale Sexualität und Bastardbildung zeigen, kann es sich nicht darum handeln, an den natürlichen Populationen eine genetische Faktorenanalyse durchzuführen. Aus unseren nur schwach selbstfertilen Arten eine reinerbige Elterngeneration heranzuzüchten, hätte sehr viel Zeit und Arbeit erfordert. Die Untersuchung wird deshalb auf eine F_1 - und F_2 -Generation beschränkt; sie ermöglicht, an natürlichen Standorten spontan gebildete Bastarde als solche zu erkennen.

Ein weiteres Problem bildet die Fortpflanzung von *Ranunculus radicescens* Jord.: die schief aufgerichteten Stengel legen sich nach der Blüte auf den Boden. Aus den Blattachseln von Stengelblättern treten neue Blätter hervor, die eine Rosette bilden. Diese bewurzelt sich, und dadurch entsteht eine neue Pflanze. Da noch nichts über die sexuelle Fortpflanzung der Art bekannt geworden ist, könnte in Anlehnung an Ernst (1918) an einen Art-Bastard mit gestörter sexueller Fortpflanzung gedacht werden. Aus morphologischen Gründen kämen als Eltern *R. nemorosus* und der in die Gruppe der *Acris* Ovcz. gehörende *R. lanuginosus* L. in Frage.

Von den verwendeten Namen ist jener des *Ranunculus nemorosus* DC. diskutabel. Die Begründung für seine Verwendung wird im Kapitel II gegeben.

* * *

Herrn Prof. Dr. W. Koch, ETH, Zürich, danke ich für die Überlassung des Themas sowie für verschiedene Ratschläge und Angaben.

Herr Lehrer Oberholzer, Samstagern, hat mich auf Exkursionen zu zahlreichen Fundstellen der untersuchten *Ranunculi* geführt; ihm spreche ich hier ebenfalls meinen Dank aus. Da das Originalmaterial von *R. polyanthemooides* Bor. nicht gefunden werden konnte, hatte Herr Dr. Binet, Bourges (Frankr.), die Freundlichkeit, mir Herbarmaterial dieser Art vom *locus classicus* zur Verfügung zu stellen. HH. Abbé Mauterde, Facultés Catholiques, Lyon, sandte mir gütigst das Originalmaterial des *R. radicescens* Jord. Beiden Herren sei für ihre Bemühungen gedankt.

Die Arbeit war im *Frühjahr 1951 abgeschlossen*, kann äußerer Umstände wegen aber erst jetzt publiziert werden.

II. Zur Nomenklatur des *Ranunculus nemorosus* DC.

Ranunculus nemorosus DC. (1818) wird von verschiedenen Autoren (L. Reichenbach [1830—1832], H. G. Reichenbach [1840], J. W. D. Koch [1857] und Hallier [1893]) für dieselbe Art gehalten, welche Crantz (1763) unter dem Namen *R. breyninus* beschrieben hat. Gestützt auf pflanzengeographische Überlegungen weist Kerner (1881) darauf hin, daß *R. breyninus* Cr. ein Synonym von *R. Hornschuchii* Hoppe sei. Diese Ansicht vertreten in neuerer Zeit auch Janchen und Neumayer (1942). Mansfeld (1940) verwendet in seinem Verzeichnis der Farn- und Blütenpflanzen des Deutschen Reiches wieder den Namen *R. breyninus* Cr. und gibt als Synonym *R. nemorosus* DC. und *R. sylvaticus* Gren. et Godr. non Thuill. an; 1943 nennt er ihn aber *R. nemorosus* DC. = *R. breyninus* auct. non Crantz. Hylander (1945) braucht den Namen *R. nemorosus* DC. und läßt die Frage der Synonymie in bezug auf *R. nemorosus* DC. offen. In vielen neuen Florenwerken, so in Hegi (1912), Schinz und Keller (1923), Braun und Rübel (1933), Kummer (1941) und Fournier (1946), wird die Bezeichnung *R. breyninus* Cr. gebraucht und *R. nemorosus* DC. als Synonym angeführt.

Durch eine Arbeit von Keller (1943) wurde bekannt, daß sich das Herbar von Crantz im Nationalmuseum in Budapest befindet. Die von uns am Originalmaterial von Crantz durchgeführten Untersuchungen haben folgendes ergeben (vgl. Landolt und Hess, 1954): Aus der Gruppe des *Ranunculus nemorosus* ist keine Pflanze vorhanden; das eine Exemplar von der Alp Breyn ist *R. oreophilus* M. B., das andere von Schneleiten (Alp Breyn) ist *R. montanus* Willd. s. str. Beide Proben sind nicht mit Namen versehen und wurden im Jahre 1762 gesammelt, während die Abbildung zur Originaldiagnose von Crantz (1763) das Datum 1761 trägt. Wir kamen zum Schluß, daß der Name *R. breyninus* Cr. ein *nomen ambiguum* sei, weil die Diagnose vieldeutig ist und immer wieder zu Verwechslungen Anlaß gege-

ben hat; er ist aber auch ein *nomen dubium*, da sichere Belegexemplare nicht mehr vorhanden sind. Der Name *R. breyninus* Cr. ist deshalb fallen zu lassen.

Mit unserem *Ranunculus nemorosus* wurde verschiedentlich *R. sylvaticus* Thuill. (1799) bezeichnet, doch haben schon Boreau (1857) und später Rouy et Foucaud (1893) und Schinz und Thellung (1907) darauf hingewiesen, daß *R. sylvaticus* Thuill. in den Formenkreis des *R. acer* L. gehört (kahler Blütenboden und glatte, nicht gerillte Blütenstiele). Grenier und Godron (1848) verstanden unter dem Namen *R. sylvaticus* eine Art, die mit unserem *R. nemorosus* DC. (1818) übereinstimmt. Da es sich dabei um ein jüngeres Synonym handelt, kommt die Priorität dem Namen *R. nemorosus* DC. zu. Rouy et Foucaud (1893) verwenden den Namen *R. nemorosus* DC. und setzen als Synonym *R. sylvaticus* Gren. et Godr. non Thuill. H. G. Reichenbach fil. (1840) verwendet in seiner Flora Deutschlands den Namen *R. aureus* Schleicher und fügt bei, daß er schon 1815 Herbarmaterial dieser Art von Schleicher gesehen habe. Es handelt sich dabei aber um ein *nomen nudum*; denn erst L. Reichenbach (1830) hat dazu eine Diagnose publiziert. Die Abbildung des *R. aureus* Schleicher in Reichenbach (1840) stimmt recht gut mit dem *R. nemorosus* DC. überein. *R. aureus* Schleicher ex Reichenbach (1830) ist aber wiederum ein jüngeres Synonym.

Diese Darlegungen zeigen, daß nach den heute gültigen Nomenklaturregeln der Name *R. nemorosus* DC. beibehalten bzw. wieder eingeführt werden muß.

III. Herkunft des Untersuchungsmaterials

<i>R. nemorosus</i> :	<i>Mesobrometum</i> am Bollhubel, 580 m, bei Küttigen, Kt. Aargau; Juni 1949 Riedwiese bei Dietikon, 390 m, Kt. Zürich; April 1948 Weißenbach, 900 m, Gebiet von Biberbrücke, Kt. Schwyz; Okt. 1947
<i>R. radicescens</i> :	Weißenbach, 1020 m, Gebiet von Biberbrücke, Kt. Schwyz; Okt. 1947 Seealpsee, ca. 1150 m, Kt. St. Gallen (W. Koch, 1944) Kohlwaldsbühl beim Rietmarren am Ricken, 1060 m, Kt. St. Gallen; Nov. 1948
<i>R. polyanthemophyllus</i> :	Am Rande der Auenwälder, in der oberen Rheinau, 514 m, Rheintal bei Ragaz, Kanton St. Gallen; Sept. 1948
<i>R. lanuginosus</i> :	Weißenbach, 1050 m, Gebiet von Biberbrücke, Kt. Schwyz; Okt. 1947

IV. Beschreibung der untersuchten Arten

1. Äußere Morphologie, Standorte

a) *Ranunculus nemorosus* DC.

in Syst. 1, p. 280, 1818

Abbildung 1

Ranunculus nemorosus ist ausdauernd. Er ist 20—80 cm hoch; die Stengel sind steif bis schief aufrecht, spitzwinklig verzweigt, im unteren Teile zerstreut angedrückt oder wenig abstehend behaart, im Querschnitt kreisrund; die Kutikula ist gerillt. Die Blütenstiele sind gefurcht, ihre Kutikula ist ebenfalls gerillt. Die grundständigen Blätter sind im Umriß 5-eckig, tief, fast bis zum Stielansatze 3-teilig; der Mittelabschnitt ist rhombisch, durch 2 Einschnitte, die selten mehr als ein Viertel der Länge des Abschnittes ausmachen, nochmals 3-lappig. Die Seitenabschnitte sind tief gespalten und werden so in einen seitwärts und einen rückwärts abstehenden Zipfel geteilt. Die Ränder sind grob gesägt, die Zähne sind bikonvex. Die Behaarung der Blätter ist abstehend, weich, unterseits dichter als oberseits. Die Stengelblätter haben nie die Form der grundständigen Blätter; sie sind bis an den Grund geschnitten, und die Zipfel sind sehr schmal. Die Blattfarbe ist durchwegs dunkelgrün. Das Perigon liegt den Honigblättern an und ist abstehend behaart. Die Honigblätter sind goldgelb. Die Früchtchen sind rundlich, flachgedrückt und deutlich berandet. Der Schnabel ist bei jungen Früchtchen stark eingerollt, bei reifen ist er gebogen oder auch eingerollt. Der Blütenboden ist behaart.

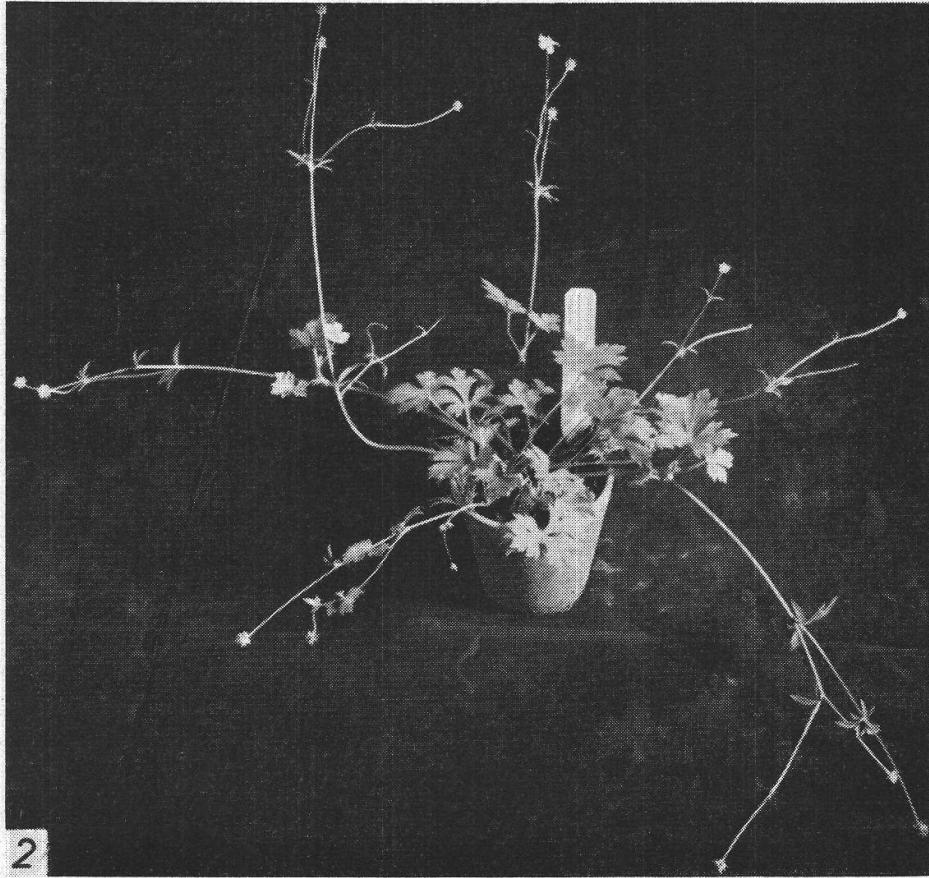
An den Standort stellt die Art keine engen Ansprüche. Sie gedeiht in den Riedwiesen des Mittellandes, im *Molinietum* und *Geranieto-Filipenduletum* und in den Trockenwiesen an den Hängen des Jura im *Mesobrometum*. M e y e r (1939) gibt für das Vorkommen im *Molinietum* die Stetigkeit 4, für das *Geranieto-Filipenduletum* die Stetigkeit 2 an. Weiter ist die Art in lichten Laub- und Nadelwäldern der montanen und subalpinen Stufe nicht selten. Niemals findet sich *R. nemorosus* dagegen auf gedüngten Fettwiesen.

Abbildung 1

Ranunculus nemorosus DC. $\frac{1}{4}$ nat. Größe

Abbildung 2

Ranunculus nemorosus DC. \times *Ranunculus radicescens* Jord. $\frac{1}{8}$ nat. Größe



b) *Ranunculus radicescens* Jord.
in Pug. Plant. nov., p. 2, 1852

Abbildung 3

Ranunculus radicescens Jord. ist noch wenig bekannt, und die Publikation von Jordan ist selten; hier sei darum die Originaldiagnose zitiert:

«*R. pedunculis sulcatis, petalorum squama obovata unguis haud aequante, carpellis lenticulari-compressis marginatis, rostro inclinato apice convoluto, receptaculo hirsuto, foliis radicalibus ambitu suborbiculatis ad medium circiter, tri-quinque-lobatis, lobis obovatis lobulatis obtusiuscule dentatis, caulinis floriferis ascendentibus denique prostratis ad nodos radicantibus.*»

Ranunculus radicescens ist 2-jährig, 10—20 cm hoch; zu Beginn der Blüte sind die Stengel schief aufrecht, legen sich dann aber bald auf den Boden. Meist erscheinen schon vorher in den Blattachseln von Stengelblättern weitere Blätter; diese bilden eine Rosette, die in Bodennähe sofort Wurzeln treibt. Die Verbindung mit der Mutterpflanze wird durch Fäulnis des Stengels zerstört, sobald sich die jungen Pflanzen selbst ernähren können. Die Kutikula der Stengel und Blütenstiele ist gerillt; die Blütenstiele sind gefurcht. Oft treiben die Pflanzen nur 2—3 Stengel, die je 1—2 Blütenstiele tragen. Die Stengel sind im unteren Teile dicht abstehend behaart; 20—40 % der Haare bilden mit dem Stengel einen Winkel von 100—120°; sie sind also leicht rückwärts geneigt. Dasselbe gilt von der Behaarung der Blattstiele. In Tafel 10, Abbildung 1, wird die Behaarung der Blattstiele von 3 Ranunkeln und ihren Bastarden gezeigt. Die Blätter sind denen von *R. nemorosus* ähnlich; sie sind aber meist nicht tief geteilt. Die Blätter sind beidseitig dicht abstehend behaart und fühlen sich geschmeidiger an als jene von *R. nemorosus*; ihre Farbe ist gelbgrün. Die unteren Stengelblätter stimmen in der Form mit den grundständigen überein. Nur die obersten Stengelblätter haben schmale Zipfel und sind bis zum Grunde eingeschnitten. Das Perigon liegt den Honigblättern an und ist abstehend behaart. Die Honigblätter sind etwas größer als die von *R. nemorosus* und dottergelb. Aus Tafel 10, Abb. 2, ist ersichtlich, daß die Früchtchen von *R. radicescens* von denen des *R. nemorosus* nicht unterschieden werden können. Der Blütenboden ist behaart.

Ranunculus radicescens kommt bei uns in lichten Wäldern der montanen Stufe vor. Er ist im Jura und in den Voralpen verbreitet. Nach mündlicher Mitteilung von Herrn Dr. M. Moor, Basel, ist *R. radicescens* im Jura nicht an eine bestimmte Pflanzengesellschaft gebunden. In den Alpen steigt er nach Koch (1944) bis ins *Piceetum montanum* an. *R. radicescens* verlangt einen lehmigen, sehr feuchten

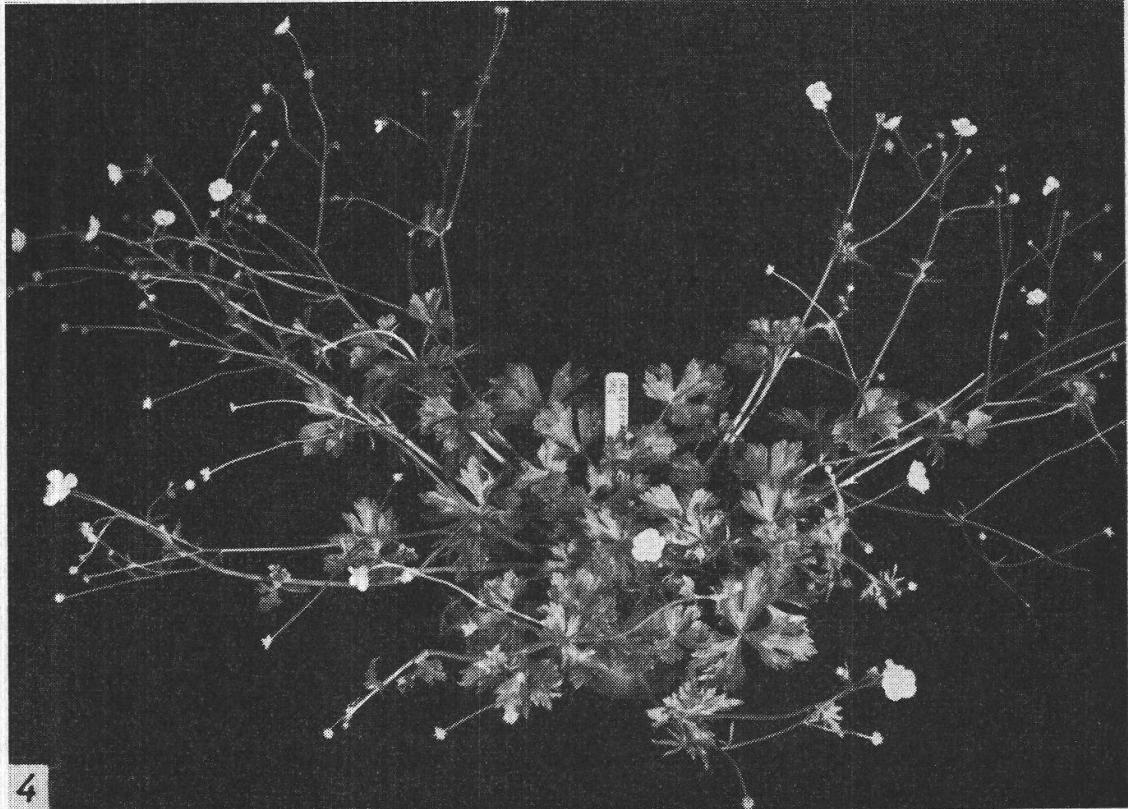
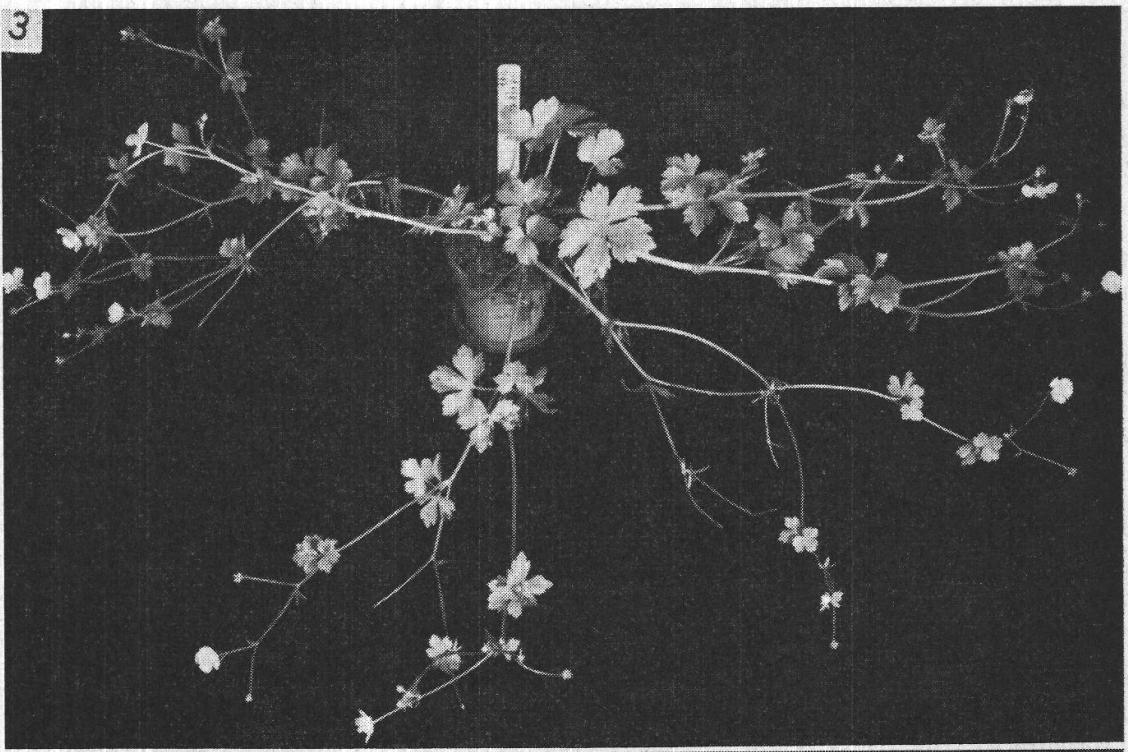


Abbildung 3

Ranunculus radicescens Jord. am Ende der Blütezeit. $\frac{1}{12}$ nat. Größe

Abbildung 4

Ranunculus radicescens Jord. \times *Ranunculus polyanthemophyllus* Koch et Hess.
 $\frac{1}{12}$ nat. Größe

Boden, der keine geschlossene Pflanzendecke trägt. So gedeiht er gut an Bachufern oder an Halden mit Hangwasser. Häufig findet man ihn auch auf feuchten Böden mit mehr oder weniger mächtiger Rohhumusauflage. *R. radicescens* findet sich nie in Wiesengesellschaften.

c) *Ranunculus polyanthemophyllus* Koch et Hess, nov. spec.

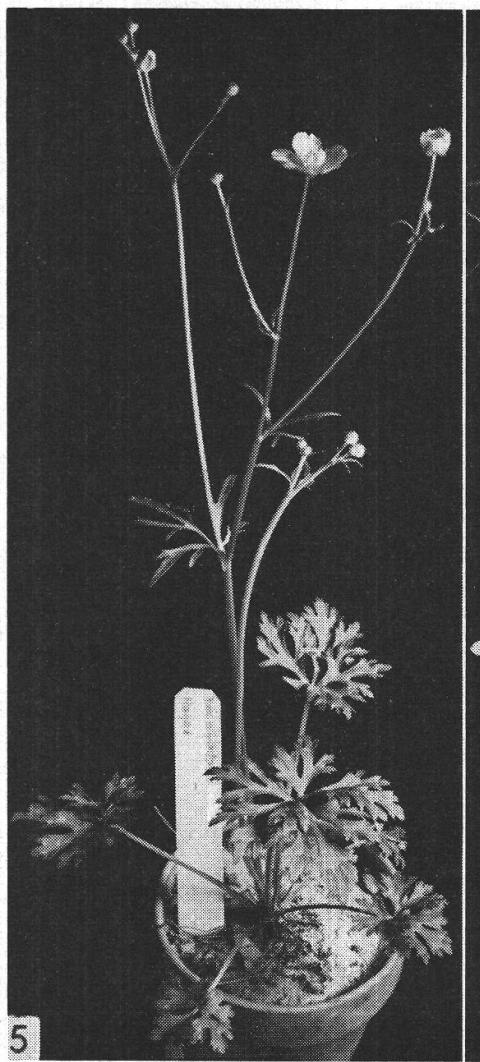
Abbildung 5

Planta perennis, erecta, 50—100 cm alta; caules singuli vel pauci, basi parce adpresso-pilos, ramis sub angulo angusto abeuntibus, suctatis. Folia basilaria ambitu suborbicularia, supra glabra, subtus parce pilosa, intense viridia, maculis flavo-viridibus ornatis, 3—5-partita; partitionibus angustis plus minusve sese obtegentibus, profunde divis, dentibus biconvexis, partitione medio pedunculato (usque 8 mm). Folia aestiva foliis R. nemorosi similia. Folia caulina tripartita, laciinis angustis. Petala aurea, magnitudine R. nemoroae aequalia. Sepala petalis adpressa, pilosa. Carpella 20—25, oblique obovata, plano compressa, manifeste marginata, rostro recurvo apice circinnato. Receptaculum hirsutum.

Habitat in pratis humidis prope Ragaz (Helvetia), ubi maio floret.

Ranunculus polyanthemophyllus ist wie *R. nemorosus* ausdauernd. Er ist 50—100 cm hoch. Die Stengel (1—3) sind immer aufrecht, meist reichlich verzweigt, im unteren Teile zerstreut angedrückt behaart; die Blütenstiele sind gefurcht. Die Kutikula ist gerillt. Die ersten 5—9 grundständigen Blätter sind in ihrem Umrisse fast kreisförmig, bis zum Stielansatz 3—5-schnittig; der Mittelabschnitt ist oft bis 8 mm lang stielförmig verschmälert. Alle Abschnitte sind noch mehrmals tief geteilt oder gelappt, und die schmalen, bikonvex gezähnten Zipfel überdecken sich meist. Oberseits sind die Blätter kahl, unterseits zerstreut fein behaart. Ihre Farbe ist dunkelgrün mit stets zahlreichen gelbgrünen Flecken. Die später erscheinenden Sommerblätter sind in der Form kaum von einem typischen *nemorosus*-Blatt zu unterscheiden; sie sind aber auch gelbgrün gesprenkelt (dieses Merkmal findet sich auch bei anderen *Ranunculus*-Arten, ist aber nirgends als konstant bekannt). Die Stengelblätter sind bis an den Grund in schmale Zipfel geschnitten. Das Perigon ist den Honigblättern angedrückt und ist abstehend behaart. Die Honigblätter sind goldgelb und von gleicher Größe wie bei *R. nemorosus*. Die Früchtchen können nicht von denen des *R. nemorosus* unterschieden werden. Der Blütenboden ist ebenfalls behaart.

Über die Verbreitung dieser Art wissen wir noch wenig. Als einzige Fundorte sind die Rheinauen bei Ragaz, Büchs und Wartau im St. Galler Rheintal bekannt. *Ranunculus polyanthemophyllus* findet sich dort reichlich in den Riedwiesen entlang den Auenwäldern (Höhe ca. 500 m).



5



6

Abbildung 5

Ranunculus polyanthemophyllus Koch et Hess. $\frac{1}{5}$ nat. Größe

Abbildung 6

Ranunculus nemorosus DC. \times *Ranunculus polyanthemophyllus* Koch et Hess.
 $\frac{1}{12}$ nat. Größe

Ranunculus polyanthemophyllus ist mit *R. polyanthemus* L. und *R. polyanthemoides* Bor. nächst verwandt. Die Blattform von *R. polyanthemophyllus* stimmt gut mit der von *R. polyanthemus* überein. Wie Taf. 10, Abb. 2, zeigt, sind die Früchtchen sehr verschieden. *R. polyanthemus* L. hat kleinere Früchtchen als *R. polyanthemophyllus*, und jene haben nur einen kurzen, spitzen, nicht eingerollten Schnabel. *R. polyanthemus* ist in der Schweiz noch nie gefunden worden, ist aber in Deutschland, Skandinavien und in Osteuropa verbreitet.

R. polyanthemoides Bor. hat weniger tief geteilte Blätter als *R. polyanthemophyllus*; zudem überlappen sich bei *R. polyanthemoides* die Blattabschnitte nicht. Der Schnabel der Früchtchen ist bei *R. poly-*

anthemoides kleiner und weniger deutlich eingerollt als bei *R. polyanthemophyllus*. Weiter ist *R. polyanthemoides* im unteren Teil des Stengels dicht und abstehend behaart.

Ranunculus polyanthemoides kommt auf dem Plateau Central vor und ist für die Schweiz nicht nachgewiesen.

d) *Ranunculus lanuginosus* L.
in Spec. Plant., Ed. I, p. 554, 1753

Ranunculus lanuginosus L. gehört zwar nicht in die Gruppe des *R. nemorosus* DC. Verschiedene morphologische Merkmale und die Ansprüche an den Standort hat *R. lanuginosus* indessen mit *R. radicescens* gemeinsam. Es schien deshalb nicht ausgeschlossen, daß *R. lanuginosus* als einer der Eltern von *R. radicescens* in Frage käme.

Ranunculus lanuginosus ist ausdauernd, 30—100 cm hoch, aufrecht; die Stengel sind reich verzweigt und dicht abstehend behaart. Die Blütenstiele sind niemals gefurcht. Die grundständigen Blätter sind im Umrisse 5-eckig, sie sind 3-lappig bis 3-teilig; die Abschnitte sind gesägt, dicht abstehend weichhaarig und gelbgrün, ähnlich denjenigen von *R. radicescens*. Die untersten Stengelblätter sind gleich gestaltet wie die grundständigen, die oberen sind 3-teilig oder 3-schnittig, ihre Abschnitte sind lanzettlich. Das Perigon ist den Honigblättern angedrückt und ist dicht abstehend behaart. Die Honigblätter sind goldgelb und kleiner als die des *R. nemorosus*. Die Früchtchen gleichen jenen des *R. nemorosus*, sind im Umrisse aber mehr 3-eckig. Der Schnabel ist ebenfalls hakig gekrümmmt oder etwas eingerollt. Der Blütenboden ist bei dieser Art vollständig kahl.

Ranunculus lanuginosus ist verbreitet auf humusreichen, feuchten Böden, in Wäldern der collinen, montanen und subalpinen Stufe, besonders entlang Bächen.

Ranunculus radicescens steht morphologisch somit zwischen *R. nemorosus* und *R. lanuginosus*; in den Standortsansprüchen stimmen *R. radicescens* und *R. lanuginosus* ziemlich überein.

2. Anatomische Untersuchungen

Um die drei Arten *Ranunculus nemorosus*, *R. radicescens* und *R. polyanthemophyllus* besser charakterisieren zu können, wurde am Stengel, an Blatt- und Blütenstielen, sowie an den Blättern nach anatomischen Verschiedenheiten gesucht. Bergmann (1944) hat in ihrer Arbeit zahlreiche Ranunkeln unseres Landes eingehend anatomisch untersucht, so auch *R. nemorosus* (unter dem Namen *R. breyninus* Cr.). *R. radicescens* und *R. polyanthemophyllus* hingegen wurden von der Autorin nicht untersucht.

a) Methoden

Frisches Material wird in 50%igen Alkohol fixiert und nach Kisser (1932) in Glycerinseife eingebettet. Auf einem Schlittenmikrotom können so regelmäßige Schnittdicken von ca. $20\text{ }\mu$ erreicht werden. Die Resultate dieser Schneidetechnik können mit Handschnitten nicht erzielt werden, und gegenüber der üblichen Paraffintechnik spart man mit der Methode von Kisser sehr viel Zeit, Material und Arbeit. Das Schneideverfahren eignet sich auch gut für Herbarmaterial; dieses muß vorher in Wasser aufgeweicht werden. Vor dem Schneiden wird den Geweben durch Behandlung mit 50%igem oder 70%igem Alkohol wieder die nötige Festigkeit gegeben.

Die Schnitte kommen zuerst kurze Zeit in verdünnte Javelle-Lösung, um den plasmatischen Inhalt der Zellen zu zerstören. Nach gründlichem Auswaschen mit destilliertem Wasser werden die Schnitte in Chrysoidinlösung gelegt, wo sich die verholzten Elemente kräftig gelb-orange färben. Nach Differenzierung in 70%igem Alkohol gelangen die Schnitte in eine Lösung von Eisenhaematoxylin nach Delfield. Hier färben sich die Zellwände aus Zellulose weinrot an. Durch längeres Auswaschen mit Brunnenwasser tritt ein Umschlag in Blau ein.

Vor der Untersuchung werden die Schnitte über 90%igen Alkohol und Terpineol geführt, dann in Kanadabalsam eingeschlossen.

b) Ergebnisse

a) Hauptstengel

Abbildung 7

Untersucht werden die Stengel zwischen den grundständigen Blättern und dem ersten Stengelblatt blühender und fruchtender Pflanzen.

Bei allen drei Arten ist der Stengel rund, die Epidermis ist mit einer deutlich gerillten Kutikula bedeckt. Kleine Ausbuchtungen kommen durch die Haarzellen zustande, die radial von den Epidermiszellen umgeben sind. Die Zellen des darunterliegenden Parenchyms werden gegen das Mark hin weitumiger und weisen zahlreiche Tüpfel auf. Zwischen den kreisförmig angelegten, offenen und kollateralen Leitbündeln sind die Zellen der Markstrahlen deutlich verholzt. Das Markgewebe ist in diesem Entwicklungsstadium zerrissen, der Stengel deshalb hohl. Die Leitbündel weisen nach außen eine dicke Sklerenchym-Kappe aus englumigen Zellen auf. Darunter liegt das Phloem, bestehend aus meist achtseitigen Leitungszellen und rechteckigen oder rhombischen Geleitzellen. Gegen das Xylem hin findet sich oft noch etwas Kambium, das meist verholzt. Das Xylem besteht aus zwei seitlich angelegten Reihen von je zwei bis drei weiten Tracheiden, die durch engere Gefäße median verbunden werden. Das Xylem ist mit kleineren Zellen von Parenchym-

gewebe durchsetzt. Markseitig werden die Leitbündel durch eine Faserscheide aus dickwandigen Zellen begrenzt. Wie Abb. 7 zeigt, schwankt die Größe der Leitbündel im selben Schnitt sehr stark.

Diagnostisch faßbare Unterschiede in der Stengelanatomie der drei *Ranunculi* sind nicht gefunden worden. Die Zahl der Leitbündel schwankt bei *R. nemorosus* und *R. polyanthemophyllus* zwischen 12 und 17, bei *R. radicescens* zwischen 14 und 19. Die beiden Variationskurven überschneiden sich, so daß dieses Merkmal bei der Bestimmung einzelner Pflanzen bedeutungslos ist.

β) Blütenstiel

Abbildung 9

Bei allen drei Arten sind die Blütenstiele im Prinzip gleich gebaut wie die Stengel; sie sind jedoch stark gefurcht. Meist sind es 4—5 Furchen, unter denen kleine Leitbündel liegen. Unter den Ausbuchtungen finden sich große Leitbündel. Kutikula, Epidermis und Parenchym zeigen gegenüber dem Stengel keine Unterschiede. Auffallend ist, daß die Zellen der Markstrahlen dickwandiger sind und eine stärkere Holzreaktion geben als die des Stengels. Bei den Leitbündeln sind die markseitigen Faserscheiden als Festigungsgewebe viel weniger entwickelt als am Stengel.

Anatomische Unterschiede können in den Blütenstielen der drei *Ranunculi* nicht gefunden werden.

γ) Blattstiel

Abbildung 8

Für die Untersuchung und den Vergleich der drei Hahnenfußarten werden die Stiele des 3. bis 5. grundständigen Blattes verwendet. Sämtliche Blattstiele weisen in ihrem ovalen Querschnitt oberseits eine deutliche Rille auf, gegenüber der das größte Leitbündel liegt. Die Rillung der Kutikula ist oft deutlicher als an den Stengeln und Blütenstielen. Die Markstrahlen zeigen nie Holzreaktion. Der Bau der Leitbündel ist gleich wie beim Stengel.

Die untersuchten *Ranunculi* zeigen keine Unterschiede im Bau der Blattstiele.

Abbildung 7

Querschnitt durch den Stengel von *Ranunculus radicescens*. Vergr. 20fach

Abbildung 8

Querschnitt durch Blattstiel von *Ranunculus nemorosus*. Vergr. 30fach

Abbildung 9

Querschnitt durch den Blütenstiel von *Ranunculus radicescens*. Vergr. 30fach

δ) Blatt

Die Epidermiszellen sind bei allen drei Arten auf der Blattoberseite größer als unterseits. Die Palisadenzellen sind einreihig, hoch, über den Hauptleitbündeln unterbrochen. Darunter folgt ein lockeres Schwammgewebe. Die Faserscheide ist nur auf der Phloemseite der Leitbündel

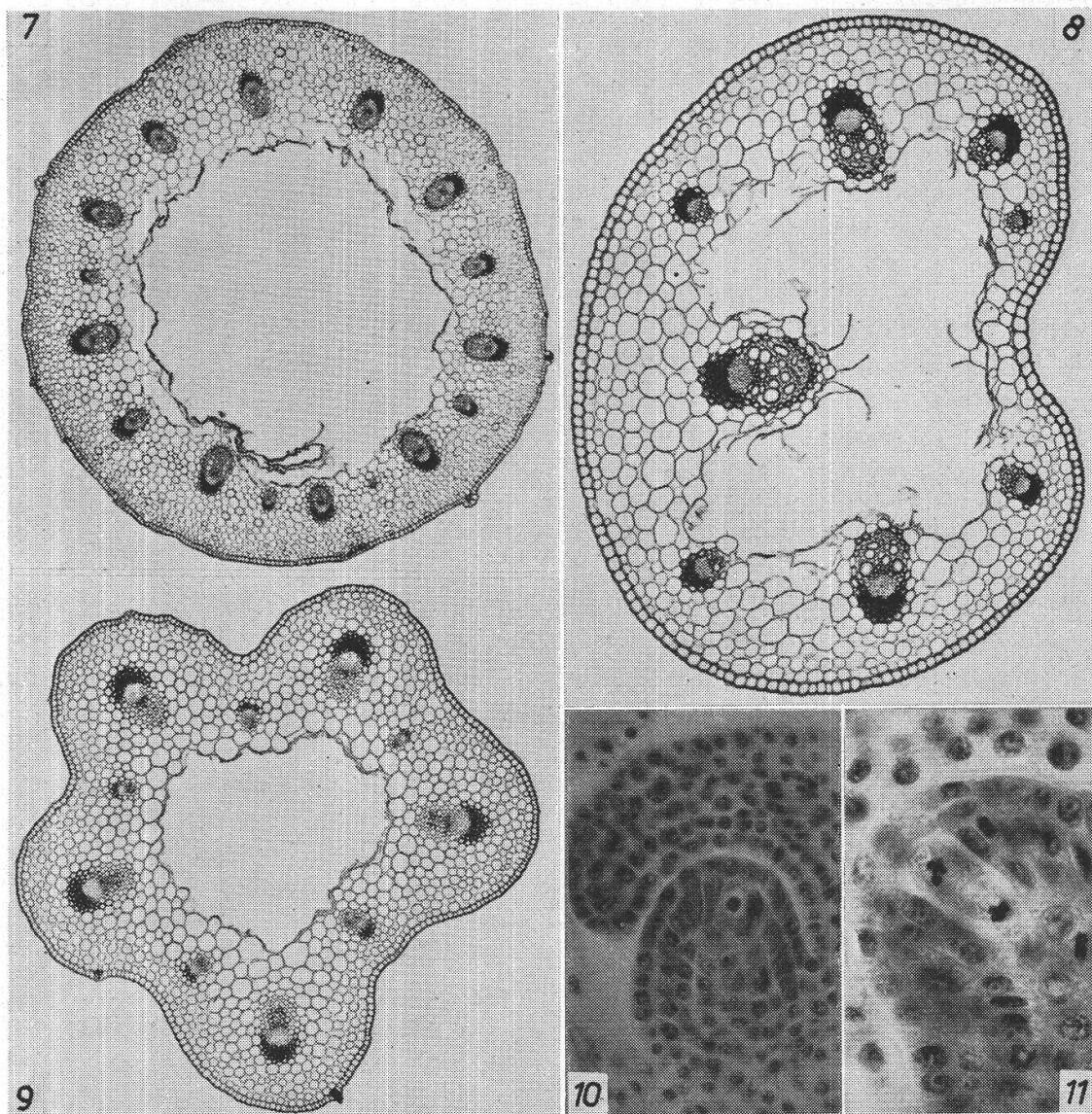


Abbildung 10

Unverwachsenes Fruchtblatt mit Nuzellus; unter der einschichtigen Epidermis des Nuzellus ist die Embryosackmutterzelle in Prophase deutlich sichtbar. Präparat von *Ranunculus nemorosus*. Vergr. 240fach

Abbildung 11

Diakinesestadium vor der 2. meiotischen Teilung der Embryosackmutterzelle. Die beiden Kerne werden schon in früher Prophase durch eine Zellwand getrennt. Präparat von *R. nemorosus*. Vergr. 440fach

deutlich verholzt. Darüber befindet sich eine tiefe Rinne in der Blattoberfläche. Die Hauptleitbündel stehen auf der Blattunterseite stark vor. Dort ist das Schwammparenchym durch ein festeres und dichteres Gewebe ersetzt. Die Blattdicke schwankt zwischen 0,2 und 0,4 mm.

Unterschiede zwischen den einzelnen Arten liegen keine vor.

V. Genetische Untersuchungen

1. Methoden

Alle Versuchspflanzen befanden sich in Töpfen, eingesenkt im Freien, und wurden nur für die Kreuzungsversuche in ein Gewächshaus genommen, wo die Temperatur nicht über 20° steigen durfte und für genügende Luftfeuchtigkeit gesorgt werden mußte. Am Morgen, wenn sich die Blüten zu öffnen begannen, wurden die Staubblätter entfernt. Es wurde sorgfältig darauf geachtet, daß noch keine Anthere geplatzt war. Anschließend wurden die Narben bestäubt, und über die Blüte wurde eine Cellophanhülle von 3 cm Durchmesser gestülpt, die oben und unten mit einem Wattebausch verschlossen wurde. Die Nummer der Kreuzung wurde an den Blütenstiel geklebt und das Ganze mit einem Bambusstab gestützt. So können die Blüten normal abblühen, und eine andere Fremdbestäubung ist ausgeschlossen. Nach 3—4 Wochen waren die Früchtchen reif; sie wurden sofort ausgesät. Die Früchtchen müssen abgenommen werden, bevor sie braun werden; auch dürfen sie nicht noch einige Tage aufbewahrt werden, sonst keimen sie erst im folgenden Frühjahr, anstatt nach 4—6 Wochen. Der richtige Zeitpunkt der Ernte ist gekommen, wenn die Früchtchen noch grün sind, sich aber bei leichtem Druck vom Blütenboden lösen. Im Herbst hat man schon kräftige Pflanzen, die im Freien gut überwintern. Im Frühjahr läßt sich an ihnen die F₁-Generation studieren, und zugleich können die Kreuzungen für die F₂-Generation vorgenommen werden.

2. Ergebnisse

a) Selbstungen

Bei *Ranunculus nemorosus* wurden an 16 Blüten Selbstbestäubungen durchgeführt. Von den ca. 300 Karpellen entwickelten sich 6 zu gut ausgebildeten Früchtchen. Von den beiden schwächeren Pflanzen überdauerte nur eine den folgenden Winter.

Bei *Ranunculus polyanthemophyllus* entstanden an den 16 geselbststeten Blüten 12 Früchtchen, aus denen 9 Pflanzen zur Blüte gebracht werden konnten.

Bei *Ranunculus radicescens* war das Resultat nur wenig besser; an 14 selbstbestäubten Blüten entwickelten sich 9 Früchtchen, aus denen 5 Pflanzen herangezogen werden konnten. An *R. lanuginosus*, bei dem 17 Blüten geselbststet wurden, entwickelten sich keine Früchtchen.

Alle Arten, ausgenommen *Ranunculus polyanthemophyllus*, sind somit in hohem Grade selbststeril.

Bei den Selbstungen konnte die interessante Beobachtung gemacht werden, daß nach der Bestäubung die Blütenstiele meist sofort abstarben und vertrockneten. Die Stiele der als Kontrollen dienenden unbestäubten Büten blieben noch mehrere Tage vollständig normal.

Wenn auch die erhaltenen Pflanzen in allen wesentlichen Merkmalen mit der Elternpflanze übereinstimmten, so läßt sich doch des kleinen Zahlenmaterials wegen nichts über die genetische Einheitlichkeit des Ausgangsmaterials sagen.

b) Reziproke Kreuzungen von *Ranunculus nemorosus*
mit *Ranunculus lanuginosus*

Es wurden 63 Blüten von *Ranunculus nemorosus* mit Pollen von *R. lanuginosus* bestäubt. Umgekehrt wurden bei 71 *lanuginosus*-Blüten Pollen von *R. nemorosus* auf die Narben gebracht. Aus diesen Kreuzungsversuchen entwickelte sich kein einziges Früchtchen. Ein kleiner Teil der Pollenkörner keimte auf den Narben, vermochte aber nicht bis zum Embryosack einzudringen; denn Spermakerne konnten im reifen Embryosack nicht beobachtet werden, auch wurde das Endosperm nicht zu Teilungen angeregt.

c) Reziproke Kreuzungen von *Ranunculus radicescens*
mit *Ranunculus lanuginosus*

Von *Ranunculus radicescens* wurden 36 Blüten mit Pollen von *R. lanuginosus* bestäubt, und 47 Blüten von *R. lanuginosus* dienten der reziproken Kreuzung. Die Kreuzungsversuche von *R. radicescens* mit *R. lanuginosus* gaben das gleiche Resultat wie die Kreuzung von *R. nemorosus* mit *R. lanuginosus*: es entwickelten sich keine Früchtchen.

d) Reziproke Kreuzungen von *Ranunculus radicescens*
mit *Ranunculus nemorosus*

Abbildung 2

Nach den reziproken Bestäubungen von *Ranunculus radicescens* und *R. nemorosus* bildeten sich die Früchtchen so schnell und so zahlreich aus wie bei den fremdbestäubten Eltern. 6 Wochen nach der Aussaat keimten bereits 85 % der Samen. Nachdem die Pflanzen eine Rosette von 5—8 Blättern entwickelt hatten, konnte festgestellt werden, daß die Blattform sich intermediär vererbt. Die Farbe der Blätter ist wie die von *R. radicescens* gelb-grün. Während dieses Merkmal dominant vererbt wird, zeigt die Behaarung (Tafel 10, Abb. 1) der Blattstiele wieder eine deutlich intermediäre Vererbung. Im folgenden Frühjahr wurden bei allen F₁-Bastarden Blattrosetten in den Achseln der Stengel-

blätter angelegt. Die Rosetten entwickelten sich jedoch verschieden kräftig. Nach der Blüte legten sich nur einzelne Stengel nieder, andere blieben aufrecht. Oft gab es auch Stengel, an denen nur ein Blatt von der Form der grundständigen Blätter gebildet wurde. Der Habitus von *R. radicescens* wird also fast dominant vererbt. Die dottergelbe Farbe der Honigblätter von *R. radicescens* finden wir in der ganzen F_1 -Generation, ebenso die Zweijährigkeit dieser Art. Alle F_1 -Pflanzen, die nicht durch Stengelrosetten vermehrt wurden, gingen in dieser Zeit ein. Die Untersuchung des Pollens zeigte zur Hauptblütezeit im Mai eine ganz normale Ausbildung der Pollenkörner. Mischkörnigkeit konnte erst Ende Juli festgestellt werden, und im Juli sank die Zahl der gut ausgebildeten Pollen auf 62 %. Dasselbe konnte aber auch an *R. radicescens* festgestellt werden und könnte mit den hohen Sommertemperaturen in Zürich zusammenhangen, die wahrscheinlich auf die Reduktionsteilung im Pollen dieser montanen Art hemmend wirken.

Die F_1 -Pflanzen sind unter sich ebenso fertil wie die Eltern. In der F_2 -Generation wurden 368 Pflanzen aufgezogen. Diese boten ein fast unübersehbares Durcheinander von Neukombinationen: Habitus der Pflanze, Behaarung, Blattform und -Farbe, Blütengröße und -Farbe,

Tafel 10

Abbildung 1

Behaarung der Blattstiele verschiedener *Ranunculi*; von links nach rechts: *R. radicescens*, *R. nemorosus*, *R. polyanthemophyllus*, *R. radicescens* \times *R. nemorosus*, *R. radicescens* \times *R. polyanthemophyllus*, *R. nemorosus* \times *R. polyanthemophyllus*. Vergr. 2fach

Abbildung 2

Reife Früchte verschiedener *Ranunculi*; Reihen von oben nach unten: *R. nemorosus*, *R. radicescens* (Ricken), *R. radicescens* (Typusmaterial), *R. polyanthemus*, *R. polyanthemoïdes*, *R. polyanthemophyllus*. Vergr. 2fach

Abbildung 3

Somatischer Chromosomensatz aus der Wurzelspitze des *R. nemorosus*; $2n = 16$. Gentianaviolettfärbung, Paraffinschnitt. Vergr. 650fach

Abbildung 4

Somatischer Chromosomensatz aus der Wurzelspitze des *R. radicescens*; $2n = 16$. Feulgen'sche Nuklealquetschmethode. Vergr. 650fach

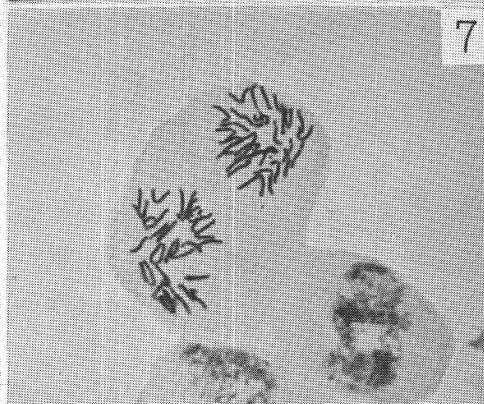
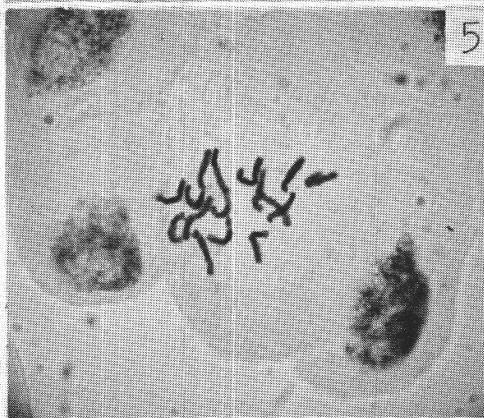
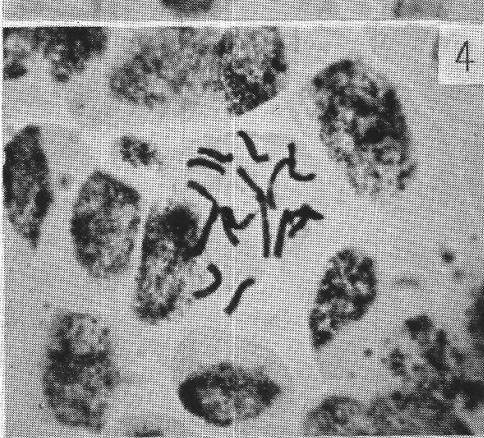
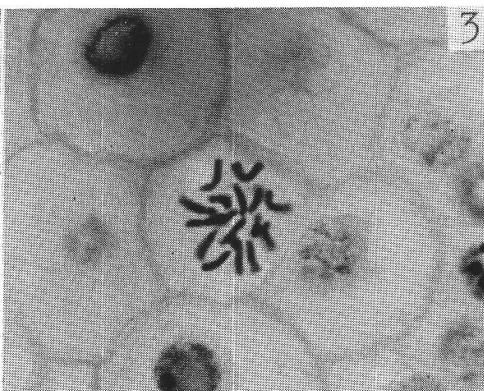
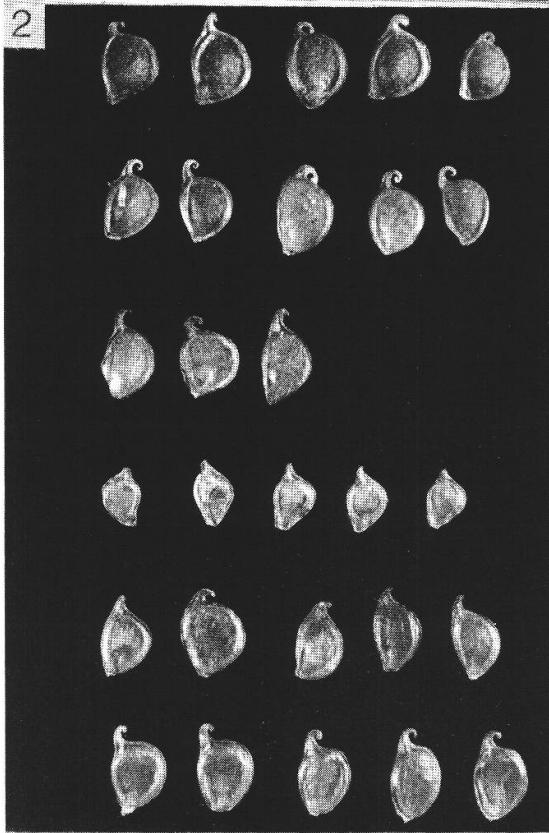
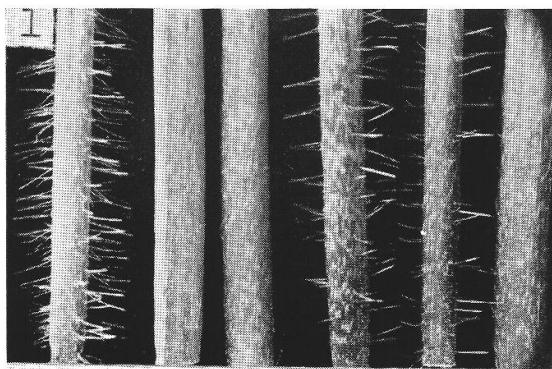
Abbildung 5

Somatischer Chromosomensatz aus der Wurzelspitze des *R. polyanthemophyllus*; $2n = 16$. Feulgen'sche Nuklealquetschmethode. Vergr. 650fach

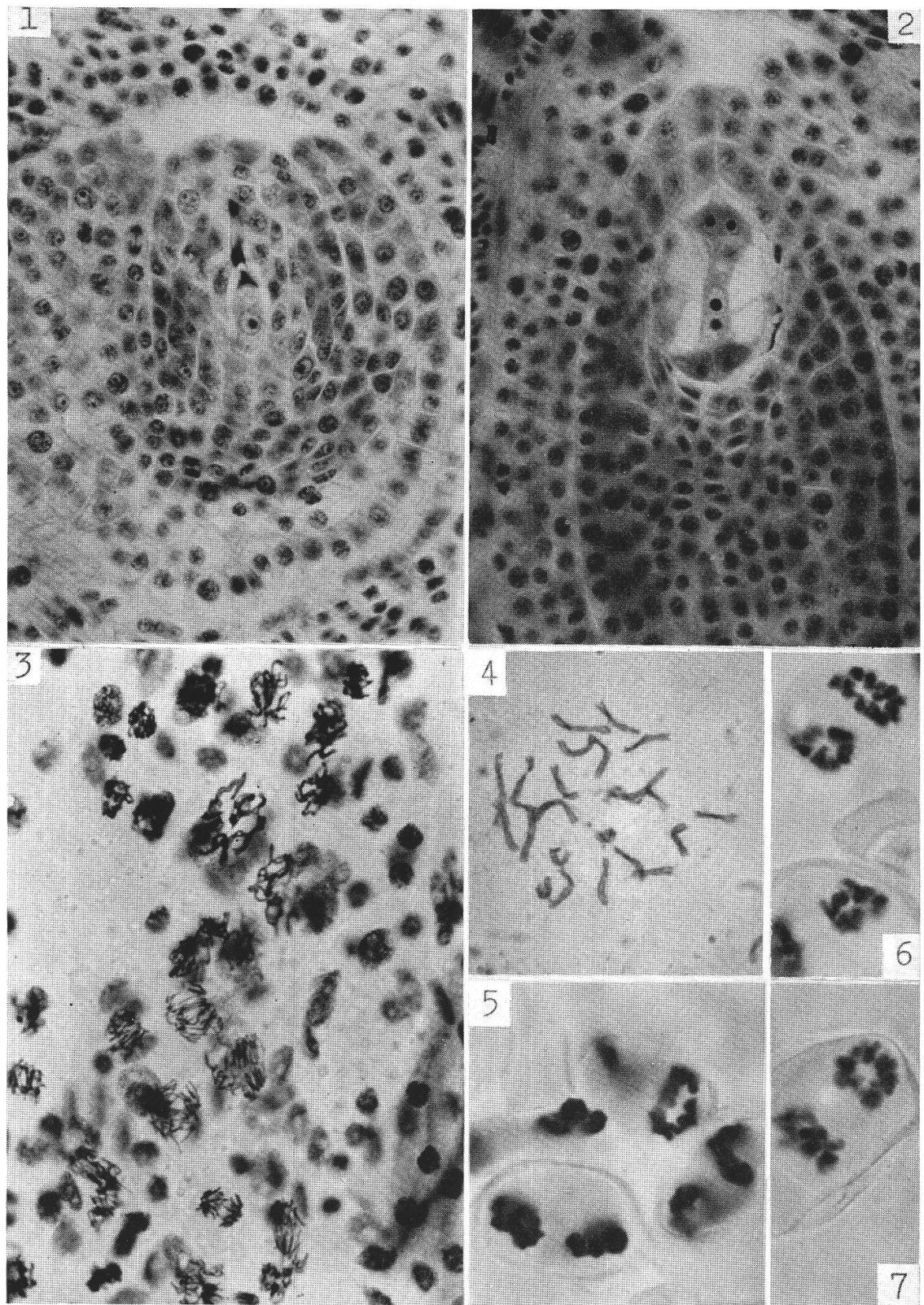
Abbildungen 6 und 7

Somatischer Chromosomensatz aus der Wurzelspitze des *R. lanuginosus*; $2n = 28$. Feulgen'sche Nuklealquetschmethode. Vergr. 650fach

Tafel 10



Tafel 11



alles spaltet unabhängig und ergibt eine solche Fülle von neuen Typen, daß eine zahlenmäßige Analyse nicht gelingt.

Diagnose des Bastards *Ranunculus nemorosus* × *Ranunculus radicescens*

Abbildung 2

Für die Bastarde werden grundsätzlich keine neuen Namen verwendet. Durch die obige Schreibweise ist der Bastard stets als solcher charakterisiert, und eine unnötige Belastung der Literatur mit neuen Namen ist vermieden.

Planta biennis; 20—50 cm alta; caules partim ascendentes, partim procumbentes; folia caulina rosulas ferentia; folia basilaria intermedia, plerumque paulum hirsuta.

Die Pflanzen sind meist 2-jährig, 20—50 cm hoch; während der Blüte- und Fruchtzeit ist ein Teil der Stengel aufgerichtet, andere sind fast niederliegend; an verschiedenen Stengeln bilden sich in den Achseln von Blättern Blattrosetten; oft werden in diesen Blattachseln auch nur einzelne Blätter entwickelt, die in Form und Größe mit den grundständigen übereinstimmen. Die Blattform ist mannigfaltig intermediär. Die abstehende Behaarung der Pflanzen ist meist weniger dicht als bei *R. radicescens*. Die dottergelbe Farbe der Honigblätter wurde an den Bastarden stets beobachtet.

Tafel 11

Abbildung 1

Von der Tetrade entwickelt sich die unterste Zelle zum Embryosack weiter. Die darüber liegenden drei Zellen degenerieren. Präparat von *R. nemorosus*. Vergr. 360fach

Abbildung 2

Reifer, 8-kerniger Embryosack von *R. nemorosus*. Zwei Kerne liegen tiefer und sind in der Aufnahme nicht sichtbar. Vergr. 360fach

Abbildung 3

Antherentapetum von *R. polyanthemophyllus* mit Kernteilungen. Feulgen'sche Nuklealquetschmethode. Vergr. 360fach

Abbildung 4

24 Metaphase-Chromosomen im Endosperm von *R. radicescens*. Feulgen'sche Nuklealquetschmethode. Vergr. 650fach

Abbildung 5

Ringbildungen der Chromosomen in später Prophase zur 1. meiotischen Teilung bei *R. radicescens*. Feulgen'sche Nuklealquetschmethode. Vergr. 1300fach

Abbildungen 6 und 7

Ringbildungen wie in Abbildung 5 bei *R. nemorosus*. Feulgen'sche Nuklealquetschmethode. Vergr. 1300fach

Es ist selbstverständlich, daß in der Natur nur die in einem oder mehreren Merkmalen intermediären Bastarde als solche erkannt werden können. Auffallende und sichere Merkmale von Bastarden sind Blattrosetten in den Achseln von Blättern an steil aufgerichteten Stengeln, oder abstehend behaarte Pflanzen, wenn sonst auch typische *radicescens*-Merkmale fehlen.

Die Bastarde sind im Berührungsgebiete der beiden Arten sehr häufig. Material, das zur Zeit der ersten Blüte gesammelt ist, kann nur in seltenen Fällen sicher bestimmt werden, da *R. radicescens* in diesem Stadium seine Stengel noch nicht niedergelegt hat.

e) Reziproke Kreuzungen von *Ranunculus radicescens*
mit *Ranunculus polyanthemophyllus*

Abbildung 4

Auch die Kreuzung von *Ranunculus radicescens* mit *R. polyanthemophyllus* gelang ohne Schwierigkeiten, und alle Bastarde erwiesen sich als vollkommen fertil. Die Behaarung wird intermediär auf die F₁-Generation übertragen. Alle Individuen zeigen die für *R. radicescens* typische Bildung von Rosetten in den Achseln von Stengelblättern. Die Pflanzen entwickelten sich viel üppiger als die Bastarde von *R. nemorosus* × *R. radicescens*: die schräg aufsteigenden oder niederliegenden Stengel erreichten Längen bis zu 100 cm, an denen sich bis 12 Rosetten bildeten. Die Blattform vererbt sich intermediär, das Merkmal der Blattflecken des *R. polyanthemophyllus* dagegen vererbt sich dominant. Ebenfalls dominant werden die dottergelbe Blütenfarbe des *R. radicescens* und seine Zweijährigkeit auf die Nachkommen übertragen.

Die F₂-Generation, bestehend aus 265 Pflanzen, bietet wiederum ein buntes Bild von Neukombinationen, wie es bei der Kreuzung *R. nemorosus* × *R. radicescens* beschrieben ist. Die untersuchten F₂-Pflanzen waren vollständig fertil. Diese Kreuzung wurde ausgeführt, um Aufschluß über den Grad der Verwandtschaft dieser beiden Arten, deren natürliches Verbreitungsgebiet sich nicht berührt, zu erhalten.

Diagnose des Bastards *Ranunculus radicescens* × *Ranunculus polyanthemophyllus*

Abbildung 4

Planta biennis; suberecta vel procumbens, 30—60 cm alta; folia intermedia, semper maculis flavo-viridibus ornata; folia caulina saepe rosulas ferentia.

f) Reziproke Kreuzungen von *Ranunculus nemorosus*
mit *Ranunculus polyanthemophyllus*

Abbildung 6

Alle Bastarde von *Ranunculus nemorosus* × *Ranunculus polyanthemophyllus* der F₁-Generation zeigen intermediär geformte Blätter. Die

Stengel waren aufrechter als bei *R. nemorosus* und meist auch höher. In der F₂-Generation, bestehend aus 428 Pflanzen, zeigten 108 *polyanthemophyllus*-Blätter, 97 *nemorosus*-Blätter und 223 intermediäre Blattformen.

Die Abweichung vom theoretischen Spaltungsverhältnis 1 : 2 : 1 lässt sich u. a. durch die Schwierigkeit der sicheren Unterscheidung der Blattformen begründen. Das Merkmal der hellen Blattflecken bei *R. polyanthemophyllus* wird dominant vererbt. Von 428 Pflanzen der F₂-Generation zeigten 317 Blattflecken. Die Bastarde sind ebenso vital wie ihre Eltern; dadurch ist das häufige Auftreten von hybridogenen Zwischenformen im St. Galler Rheintal erklärt. Mischkörniger Pollen konnte bei den Bastarden nicht gefunden werden. Das Studium der Meiose im Pollen zeigte keine Abweichung vom Normalverlauf.

Diagnose: Planta perennis, erecta vel suberecta, 30—60 cm alta, caulis ramos, basi parce adpresso-pilosus, pedunculis sulcatis; folia basilaria intermedia, plerumque claro-viridia maculata.

Habitat in valle Rheni, prope Ragaz et Buchs (Helvetia), ubi aprilie et maius floret.

Der Bastard von *R. nemorosus* × *R. polyanthemophyllus* ist ausdauernd. Die 2—4 Stengel sind aufrecht oder schießt aufrecht, 30—60 cm hoch, spitzwinklig verzweigt, an der Basis zerstreut angedrückt behaart. Die Blütenstiele sind gefurcht. Die Form der Blätter ist intermediär; hellgrüne Blattflecken sind meistens vorhanden.

Die Bastarde sind im St. Galler Rheintal bei Ragaz häufig.

g) Tripelbastarde

Ranunculus nemorosus und *R. polyanthemophyllus* einerseits und *R. radicescens* anderseits weichen morphologisch stark voneinander ab; wie eng die drei Arten aber miteinander verwandt sind, zeigt die Synthese in Tripelbastarden. In die F₁-Generation von *R. radicescens* × *R. polyanthemophyllus* wurde *R. nemorosus* eingekreuzt. Der Fruchtknoten war normal, an der Keimung der Samen und der Entwicklung der Pflanze fiel nichts auf. Die Bastarde blühten reichlich, der Pollen war durchwegs normal entwickelt und die Fruchtbarkeit der Pflanzen nicht herabgesetzt. Diese Tatsache zeigt eindeutig, daß die drei Arten sehr nahe miteinander verwandt sind.

VI. Zytologische Untersuchungen

1. Methoden

a) Fixiergemische

Voraussetzung für die nachfolgende Gentianaviolett-Färbung ist eine Fixierung der Objekte mit einem chromsäurehaltigen Mittel. Als solches diente Navashin-Gemisch, bestehend aus:

10 Teilen Chromsäure 1%ig
4 » Formalin 40%ig
1 Teil Eisessig.

Die Objekte müssen wenigstens einen Tag im Fixiermittel bleiben, damit die Chromsäure, die von den drei Komponenten am langsamsten eindringt, das Objekt ebenfalls ganz durchsetzen kann. Anschließend werden die Objekte während 12 Stunden in fließendem Wasser ausgewaschen.

Das gleiche Fixiergemisch wurde verwendet für die Eisenhaematoxylin-Färbung nach Heidenhain.

Als Fixiermittel für die Feulgen'sche Nuklealquetschmethode nach Heitz wurde Fleming-Benda folgender Zusammensetzung verwendet:

15 cm³ Chromsäure 1%ig
(Chromsäurekristalle in Aqua dest. gelöst)
4 cm³ Osmiumsäure 2%ig
2 Tropfen Eisessig.

Gute Resultate wurden beim Karminessigverfahren mit einer Vorfixierung aus:

4 Teilen Alkohol und
1 Teil Eisessig

erzielt.

b) Entwässerung

Anfänglich wurden die Objekte in gewohnter Weise mit Alkohol und Gemischen von Benzol und Reinbenzol entwässert, dann in Paraffin übergeführt. Für das Schneiden von Blütenknospen und jungen Früchten, die noch auf dem Blütenboden belassen wurden, hat sich diese Entwässerung nicht bewährt. Der Blütenboden ist bei allen Arten, ausgenommen *R. lanuginosus*, behaart. Durch die Entwässerung mit Benzol werden die Haare spröde und zerreißen die Schnitte auf dem Mikrotom. Wird an Stelle von Benzol tertiärer Butylalkohol verwendet, wie Kisser (1932) und Johnson (1940) angegeben haben, so fallen diese Schwierigkeiten weg.

c) Färbung

Zur Darstellung von Chromosomen in Wurzelspitzen, sowie teilweise für das Studium der Embryosackentwicklung und der Meiose im Pollen wurde die Gentianaviolett-Färbung angewendet. Sie hat den Vorteil, daß das Plasma dabei farblos bleibt und sich die Chromosomen sehr kontrastreich abheben. Die Schnitte von 8 und 10 μ Dicke wurden einige Minuten in einer konzentrierten, wässrigen Lösung von Gentianaviolett gelassen, anschließend in Jodjodkalilösung (300 cm³ Aqua dest., 2 g Kaliumjodid, 1 g Jod) gebeizt, rasch über

70%igen, 95%igen und 100%igen Alkohol in Nelkenöl geführt, wo unter dem Mikroskop differenziert wurde. Nach Überführung in Xylol wurden die Präparate in Kanadabalsam eingeschlossen. Bei Embryosäcken, wo die Darstellung des Plasmas wichtig ist, wurde im absoluten Alkohol mit Orange-G eine Gegenfärbung gemacht.

Die Gentianaviolettfärbung hat die Nachteile, daß die Präparate oft innert Jahresfrist ausbleichen und daß verschiedene Chromosomenstadien sowie Zellkerne und Chromosomen verschiedener Gewebe bei einer bestimmten Differenzierung sehr ungleich distinkt angefärbt sind.

Die Embryosäcke wurden meist mit Eisenhaematoxylin nach H e i - d e n h a i n angefärbt. Die Färbung eignet sich für Serienuntersuchungen besser als die Gentianaviolettfärbung, da das Differenzieren einfacher ist. Die Lösungen wurden nach Angaben von R o m e i s (1948) hergestellt. Auch hier wurden bessere Färbungen erzielt mit Eisenhaematoxylinlösung, die ohne Luftzutritt oder Zusatz von Oxydationsmitteln (NaJO_3) gereift war (vgl. H e s s und M ü l l e r, 1951).

Wo es nicht auf die topographische Anordnung der Zellen, sondern nur auf ihren Inhalt, nämlich Kern und Chromosomen, ankommt, ergaben die F e u l g e n s c h e Nuklealquetschmethode nach H e i t z und das Karminessigverfahren die weitaus besten Resultate. Für die Färbung nach F e u l g e n wurden die in F l e m i n g - B e n d a fixierten Objekte noch 1—2 Stunden in 70%igem Alkohol aufbewahrt; dann gelangten sie während 10 Minuten zur Hydrolyse in *n*-HCl bei einer Temperatur von 60° C. Anschließend wurden die Objekte mit destilliertem Wasser ausgewaschen und während 1—2 Stunden in fuchsinschweflige Säure gebracht. Nach dieser Zeit war die Färbung vollzogen, und die Objekte konnten zwischen Objektträger und Deckglas in einem Tropfen 45%iger Essigsäure gequetscht werden. Durch die Hydrolyse mit warmer *n*-Salzsäure werden die Gewebe maseriert, so daß die einzelnen Zellen bei Druck auf das Deckglas auseinanderweichen. Nach einiger Übung erhält man auf diese Weise die Zellen einschichtig zur Untersuchung. Die Behandlung der Objekte mit 70%igem Alkohol vor der Hydrolyse hat nach G e i t l e r (1942) den Vorteil, daß sich nicht bloß dichtes Chromatin, also Heterochromatin, und die maximal kontrahierten Chromosomen der mittleren Teilungsstadien anfärben, sondern auch die Chromosomen der Prophase und die Nukleolen.

Für die Untersuchung der Pollenbildung wurden Antheren einzeln zerdrückt. Die Chromosomen im Endosperm konnten leicht gezählt werden, nachdem dieses mit Hilfe der Binokularlupe aus der gefärbten Samenanlage entfernt und unter dem Deckglas zerdrückt worden war. Um in den Wurzelspitzen Polansichten der Chromosomensätze zu erhalten, wurden aus den gefärbten Wurzelspitzen möglichst dünne Handschnitte hergestellt und diese unter dem Deckglas zerdrückt. Dauerpräparate lassen sich leicht herstellen, indem die Essigsäure mit

95%igem Alkohol verdrängt wird. Nach Überführung in Xylol wird in Caedax eingeschlossen.

Das Karminessigverfahren leistet als Schnellmethode sehr gute Dienste. Damit kann man sich rasch orientieren, ob in den Blütenknospen Kernteilungen vorhanden sind. Klare Chromosomendarstellungen liefert die Karminessigsäure in Wurzelpitzen, die mit einem Gemisch von Alkohol-Eisessig vorfixiert sind.

2. Ergebnisse

a) Die Zahl der somatischen Chromosomen

Langlet (1927, 1932) gibt die Zahl der somatischen Chromosomen von *Ranunculus nemorosus* mit 16 und die von *R. lanuginosus* mit 28 an. Tafel 10, Abbildung 3 zeigt den diploiden Chromosomensatz des *R. nemorosus* aus dem Gebiet von Küttigen. Alle verwendeten Provenienzen wurden untersucht und bei allen $2n = 16$ festgestellt. In Tafel 10, Abbildung 4 ist eine Metaphasenplatte von *R. radicescens* und in Tafel 8, Abbildung 5 eine solche von *R. polyanthemophyllus* dargestellt. Beide Arten haben eine Chromosomenzahl von $2n = 16$. Tafel 10, Abbildungen 6 und 7 zeigen deutlich 28 Chromosomen: den diploiden Satz von *R. lanuginosus*. An den nach der Feulgen'schen Nuklealquetschmethode hergestellten Präparaten aus Wurzelpitzen lässt sich die äußere Morphologie der Chromosomen leicht studieren, da Teilungsstadien, bei denen alle Chromosomen in einer Ebene liegen, öfters zu finden sind. Kaum möglich ist dies an Paraffinschnitten. Es wurde besonders darauf geachtet, morphologische Unterschiede an den Chromosomen in der Gruppe $2n = 16$ zu finden. Ohne große Schwierigkeiten können die homologen Chromosomen miteinander verglichen werden. Konstante und sichere Unterschiede treten nicht auf; denn die Lage der Einschnürungsstelle, die Form, Dicke und Länge der Chromosomen sind sehr stark vom momentanen Teilungsstadium, der Fixierung, der Wachstumsgeschwindigkeit, der Größe der Zellen und der Temperatur abhängig. Was die Fixierung anbelangt, sind die Zellen der Wurzelpitze je nach ihrer Lage ungleich gut fixiert, weil die einzelnen Komponenten eines Gemisches verschieden rasch eindringen. So dringt z. B. die Osmiumsäure nur langsam ein, während Essigsäure schnell eindringt. Dies hat zur Folge, daß nur äußere Wurzelpartien einigermaßen naturgetreu fixiert werden. Weiter können durch die Quetschung der Zellen Chromosomen in ihrer Form verändert werden. Nach den Ergebnissen der Kreuzungsversuche ist eine unterschiedliche Morphologie der Chromosomen innerhalb der *nemorosus*-Gruppe auch nicht zu erwarten. Wäre die Affinität der homologen Chromosomen innerhalb der drei Arten durch eine verschiedene Morphologie gestört, müßte sich dies in einer herabgesetzten Fertilität der Bastarde äußern.

b) Zur Entwicklung des weiblichen Gametophyten

a) Der Embryosack

Schon bevor das Fruchtblatt zum Fruchtknoten verwachsen ist, lässt sich im Nuzellushöcker unter der einschichtigen Epidermis eine zentral gelegene Embryosackmutterzelle erkennen (Abb. 10). Sie ist größer als die Zellen der Umgebung, ihr Plasma ist vakuolisiert, und der Kern zeigt, sehr stark angefärbt, eine frühe Prophase. Ein mehrzelliges Archespor wurde nie beobachtet. Eine Anlage des Integumentes ist in diesem Zeitpunkt noch nicht sichtbar. Während der Synapsis der Embryosackmutterzelle befindet sich über dieser Zelle nur die einschichtige Epidermis. Es wird von der Embryosackmutterzelle also keine Deckzelle abgegeben. Während die Embryosackmutterzelle die Stadien der Prophase durchläuft, teilen sich darüber die Epidermiszellen periklin. Die Meiose verläuft normal. Oft ist es möglich, die reduzierte Chromosomenzahl ($n = 8$ bei der *nemorosus*-Gruppe, $n = 14$ bei *R. lanuginosus*) in einer der beiden Teilungen der Embryosackmutterzelle zu zählen. Abbildung 11 zeigt das Diakinesestadium der 2. meiotischen Teilung; die Zellwand ist bereits angelegt. Nach abgeschlossener Meiose hat sich das Integument bereits bis gegen die Mikropylarzone hin über den Nuzellus vorgeschoben. Von der Tetrade entwickelt sich stets die unterste, der Chalaza gegenüberliegende Zelle zum Embryosack weiter. Die darüberliegenden drei Zellen degenerieren und sind als stark gefärbte, und durch Embryosack und perikline Zellen zusammengedrückte Reste noch lange sichtbar (Tafel 11, Abb. 1). Die Bildung des Embryosackes geht nach dem *Normaltypus* weiter. In drei Teilungsschritten entsteht der *achtkernige* Embryosack. In Tafel 11, Abbildung 2 sind sechs Kerne sichtbar; die Eizelle und ein Antipodenkern liegen tiefer.

In gleicher Weise hat Schürhoff (1915) auch die Embryosackentwicklung von *R. acer* beschrieben. Was die Anlage der Embryosackmutterzelle anbelangt, hat Häfliger (1943) bei der *auricomus*-Gruppe dieselben Beobachtungen gemacht. Diese entwickelt sich aber pseudogam weiter.

Die Entwicklung des Embryosackes wurde bei *R. nemorosus*, *R. radicescens* und *R. lanuginosus* untersucht. Sie verläuft überall nach dem Normaltypus und weist keine Abnormitäten auf.

β) Das Endosperm

Das Endosperm wird nach dem *nukleären* Typus angelegt. Dies haben Schürhoff (1915) und Häfliger (1943) auch für *Ranunculus acer* und die *auricomus*-Gruppe nachgewiesen. Schürhoff (1915) fand amitotische Teilungen im befruchteten, triploiden Endosperm. Häfliger (1943) hat bei seinen pseudogamen Arten eine Be-

fruchtung des Endosperms in Abrede gestellt. Bei allen vier in dieser Arbeit untersuchten Arten kann im Endosperm die *triploide* Chromosomenzahl festgestellt werden. Tafel 11, Abbildung 4 zeigt 24 Metaphase-Chromosomen im Endosperm von *R. radicescens*. Große Bezirke des Endosperms weisen stets dasselbe Teilungsstadium auf. Amitotische Kernteilungen konnten nie beobachtet werden. Während der Entwicklung des Endosperms fallen die drei großen Antipodenkerne besonders auf. Die Chromosomen dieser Kerne sind als lange, gewundene, stark feulgenpositive, durch Brücken verbundene Schleifen sichtbar.

c) Zur Entwicklung des männlichen Gametophyten

a) *Das Antherentapetum*

Bis zum frühesten Prophasestadium der Pollenmutterzellen, dem Leptotän, sind die Tapetenzellen, die die Pollenmutterzellen als einschichtiges Gewebe umgeben, noch *einkernig*; dann folgt im ganzen Tapetengewebe eine Kernteilung ohne nachfolgende Zellwandbildung. Die Tapetenzellen sind so während der ganzen Entwicklung des Pollens *2-kernig*. Ihre Kerne sind etwas größer als die der somatischen Zellen, und das Plasma ist dunkler gefärbt. An der Mitose der Kerne der Tapetenzellen fällt auf, daß meist größere Zellkomplexe ein gleiches Teilungsstadium zeigen (Tafel 11, Abb. 3). Die Prophasestadien scheinen langsam abzulaufen und erinnern oft an Pachytänstadien einer meiotischen Teilung. Eine Ausbildung von typischen Diakinesechromosomen, wie sie von Häfliger (1943) gesehen worden ist, konnte aber nie beobachtet werden. Die gleichen Teilungsstadien innerhalb größerer Bezirke des Tapetengewebes, wie sie für die meiotischen Teilungen der Pollenmutterzellen innerhalb einer Anthere charakteristisch sind, sowie die erwähnten Prophasestadien, deuten auf eine Ableitung dieser Zellen von generativen, also Pollenmutterzellen, hin.

β) *Die Meiose*

Die Meiose wurde an *Ranunculus nemorosus*, *R. radicescens* und *R. lanuginosus* untersucht. Auffallend bei allen drei Arten ist die *Kettenbildung* der Chromosomen in der späten Prophase (Tafel 11, Abb. 5, 6 und 7). Meist schließen sich die Enden der Ketten zu einem Ring. Geitler (1934) nennt Blütenpflanzen aus verschiedenen Familien und Gattungen, aus denen dieses als Metasyndese bezeichnete Verhalten von Prophasechromosomen bereits bekannt ist. Nach diesen Angaben kann wegen Ketten- und Ringbildung ein hoher Prozentsatz nicht lebensfähiger Pollenkörner entstehen; und zudem folgt die Vererbung wegen Bildung von Komplexheterozygoten nicht den Mendelschen Regeln. An unseren *Ranunculi* entwickelte sich der Pollen zur Hauptblütezeit trotz den regelmäßigen Ketten- und Ringbildungen normal

weiter. Das Vorhandensein von sterilen Pollen während den Sommermonaten bei *R. radicescens* und seinen Bastarden kann mit der Metasynthese nicht erklärt werden; denn sie ist im Frühling, wo der Pollen zu 98 % normal entwickelt ist, ebenso häufig. Es handelt sich wahrscheinlich um einen direkten Einfluß der hohen Temperaturen, die bewirken, daß Teilungsstadien einfach stehen bleiben. Was den Einfluß von Ketten- und Ringbildungen auf die Vererbung anbelangt, läßt die Aufspaltung der Merkmale in der F_2 -Generation Dauerbastarde oder Komplexheterozygoten als wenig wahrscheinlich erscheinen. Das Ausgangsmaterial war aber genetisch zu wenig einheitlich, und die F_n -Generation zahlenmäßig zu klein, so daß keine zwingenden Schlüsse abgeleitet werden konnten.

γ) Die Keimung des Pollens

Der reife Pollen ist durchwegs 2-kernig. Bei der Keimung wandert zuerst der vegetative Kern in den Pollenschlauch und bleibt stets an der Spitze desselben. Ihm folgt der generative Kern, der sofort eine Teilung durchmacht. Mehr als drei Kerne konnten in einem Pollenschlauch nie gefunden werden. Auf dem von Häfliger (1943) angegebenen Nährboden für die Pollenkeimung keimten 50—60 % der Pollenkörner. Dies ist kein Maß für die Güte des Pollens, da die optimalen Keimungsbedingungen schwer zu finden sind.

VII. Diskussion der Ergebnisse

Die genetischen und zytologischen Untersuchungen haben gezeigt, daß zwischen den Arten *Ranunculus nemorosus*, *R. radicescens* und *R. polyanthemophyllus* keinerlei sexuelle Schranken bestehen. Die Arten sind also nur auf Grund morphologischer Verschiedenheiten zu trennen. Dieses Vorgehen wird auch von Genetikern anerkannt; Kühn (1939) definiert z. B. eine Art als «Inbegriff derjenigen Einzelwesen, die in entsprechenden Entwicklungsstadien und unter gleichen äußeren Bedingungen einander in Bau und Leistungen in den wesentlichen Zügen gleichen und sich miteinander fruchtbar paaren». Als Kriterien für die Umschreibung einer Art werden also morphologische Merkmale und sexuelles Verhalten beigezogen. Während sich die sexuellen Verhältnisse experimentell genau untersuchen lassen, liegt es im Ermessen des Systematikers, ob er zwei verschiedene Individuenverbände als «in den wesentlichen Zügen gleich» betrachtet oder nicht. Die Definition von Kühn lässt es zu, Gruppen von Individuen, die morphologisch gut getrennt, aber sexuell nicht geschieden sind, dennoch als Arten zu betrachten.

Viele Arten des botanischen Systems sind in genotypisch verschiedene Unterarten, Varietäten, Rassen oder Sippen aufgespalten, die sich

im einfachsten Falle nur in *einem Genpaar* unterscheiden. Dadurch werden die Grenzen zwischen nahestehenden Arten oft unscharf. Würde man bei der systematischen Bewertung der *nemorosus*-Gruppe das Hauptgewicht auf die *sexuellen* Verhältnisse legen und die bedeutenden morphologischen und ökologischen Unterschiede vernachlässigen, den Art-Begriff also *weit* fassen, so wäre *Ranunculus nemorosus* s. l. als *Art* beizubehalten; *R. radicescens* und *R. polyanthemophyllus* müßten ihm dann als *Unterarten* oder *Varietäten* untergeordnet werden. Dies hat weder vom wissenschaftlichen noch vom praktischen Standpunkt aus einen Sinn. Eine weite Fassung des Art-Begriffes mit einer ganzen Hierarchie von Unterarten ist vielmehr ein Ausdruck von Zweifel und Unsicherheit in der Bearbeitung kritischer Gruppen und ist auch Sammelort aller Diagnosen, die oft nur Beschreibungen von Standortsmodifikationen sind. Schwierige Gruppen sollten stets auf experimenteller Grundlage mit genetischen und zytologischen Methoden untersucht und gegliedert werden. Den Art-Begriff weit fassen, um diesen Schwierigkeiten auszuweichen, bedeutet einen Rückschritt in der systematischen Forschung.

Die Untersuchungen haben ferner gezeigt, daß *Ranunculus radicescens* kein Bastard von *R. lanuginosus* und *R. nemorosus* sein kann. *R. lanuginosus* hat $2n = 28$ Chromosomen, *R. nemorosus* sowie *R. radicescens* $2n = 16$.

Ranunculus nemorosus, *R. radicescens*, *R. polyanthemophyllus* und *R. lanuginosus* gehören in die Sektion *Chrysante* Spach. In dieselbe Sektion gehören aus unserer Flora weiter *R. acer* und *R. Steveni*, sowie die Gruppe des *R. montanus*. Nach eigenen, teilweise veröffentlichten Untersuchungen (H e s s 1953) haben *R. acer* und *R. Steveni* $2n = 14$ Chromosomen und bilden miteinander leicht Bastarde. Die Kreuzungen zwischen *R. Steveni* und *R. lanuginosus* ergaben eine vollständig *sterile* Bastardpflanze, die morphologisch wenig von *R. lanuginosus* abweicht. Nach mündlichen Mitteilungen von Herrn E. L a n d o l t, dipl. rer. nat., Zürich, haben sich aus Kreuzungen von *R. nemorosus* \times *R. montanus* (beide $2n = 16$) nur wenige, unvollkommene Früchtchen entwickelt, die noch nicht keimten. Weitere Untersuchungen in dieser Richtung würden die Voraussetzungen schaffen, um die heterogene Sektion *Chrysante*, in die K o m a r o v (1937) in der Flora der URSS 55 Arten einreihrt, in natürliche, aus nahe verwandten Arten bestehende Subsektionen zu gliedern.

VIII. Zusammenfassung

Aus der Gruppe *Ranunculus nemorosus* sind die Arten *Ranunculus nemorosus*, *R. radicescens* und *R. polyanthemophyllus* genetisch und

zytologisch untersucht worden. Wegen seiner morphologischen Ähnlichkeit mit *R. radicescens* wird auch *R. lanuginosus* in die Untersuchung einbezogen. Zuerst wird die Verwendung des Namens *R. nemorosus* DC. begründet; dann werden die Arten morphologisch beschrieben und ihre Standortsansprüche und Verbreitung angegeben. *R. polyanthemophyllus* wird als neue Art beschrieben.

Die genetischen Untersuchungen haben folgendes gezeigt:

1. *R. nemorosus*, *R. radicescens* und *R. polyanthemophyllus* bastardieren sehr leicht miteinander und ergeben vollkommen fertile Bastarde.
2. *R. lanuginosus* läßt sich mit keiner der drei Arten aus der *nemorosus*-Gruppe kreuzen.
3. Alle Arten sind in hohem Grade selbststeril.

Aus den zytologischen Untersuchungen geht hervor:

1. *R. nemorosus*, *R. radicescens* und *R. polyanthemophyllus* haben 16 somatische Chromosomen. Morphologische Unterschiede an den Chromosomen der drei Arten konnten nicht gefunden werden.
2. *R. lanuginosus* hat 28 somatische Chromosomen.
3. Die Entwicklung des Embryosackes von *R. nemorosus*, *R. radicescens* und *R. lanuginosus* erfolgt nach dem Normalltypus. Das Archespor ist einzellig; die Embryosackmutterzelle gibt keine Deckzelle ab. Es findet stets Endospermbefruchtung statt. Das Endosperm wird nuklear angelegt; die Kernteilungen verlaufen mitotisch.
4. Die Zellen des einschichtigen Tapetums in den Antheren von *R. nemorosus*, *R. radicescens* und *R. lanuginosus* werden während dem Leptotän der Pollenmutterzellen 2-kernig. Auffallend sind die gleichen Teilungsstadien in größeren Bezirken des Tapetums und die einer meiotischen Prophase ähnlichen Chromosomen.

Bei der Meiose des Pollens wurden in der Metaphase stets Ketten- und Ringbildung der Chromosomen beobachtet. Diese stören die Ausbildung des Pollens nicht und führen wahrscheinlich auch nicht zu konstanten Bastarden oder Komplexheterozygoten.

Der reife Pollen ist 2-kernig; der generative Kern teilt sich nochmals im Pollenschlauch.

Die zytogenetischen Untersuchungen haben gezeigt, daß *R. nemorosus*, *R. radicescens* und *R. polyanthemophyllus* nahe miteinander verwandt sein müssen, während mit *R. lanuginosus* genetisch keine Ver-

wandtschaft besteht. Es werden die Gründe diskutiert, die dazu führen, bei diesen systematischen Einheiten am Art-Wert festzuhalten.

Weitere experimentelle Analysen der Arten ermöglichen eine natürliche Gliederung der Sektion *Chrysante* in verschiedene Subsektionen.

IX. Literaturverzeichnis

- B e r g m a n n , M., 1944. Vergleichende Untersuchungen über die Anatomie schweizerischer *Ranunculus*-Arten und deren Gehalt an Anemonol und Saponin. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **54**, 399—522.
- B o r e a u , A., 1857. Flore du Centre de la France, S. 2. Paris.
- B r a u n - B l a n q u e t , J., und R ü b e l , E., 1933. Flora von Graubünden, S. 563. Bern und Berlin.
- C r a n t z , H. J., 1763. Stirpes austriacae, **2**, 91—92. Viennae.
- D e C a n d o l l e , A. P., 1818. Systema, **1**, 280.
- E r n s t , A., 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich, S. 665. Jena.
- F o u r n i e r , P., 1946. Les quatre flores de la France, S. 360. Paris.
- G e i t l e r , L., 1934. Grundriß der Cytologie, S. 235—239. Berlin.
— 1942. Schnellmethoden der Kern- und Chromosomenuntersuchung, S. 21. Berlin.
- G r e n i e r , M., et G o d r o n , M., 1848. Flore de France, **1**, 33.
- H ä f l i g e r , E., 1943. Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln der *Auricomus*-Gruppe. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **53**, 317—382.
- H a l l i e r , E., 1892. W. D. J. K o c h s Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora, **1**, 39. Leipzig.
- H e g i , G., 1912. Illustrierte Flora von Mitteleuropa, **3**, 559.
- H e s s , H., und M ü l l e r , E., 1951. Zur Entwicklungsgeschichte von *Dothidella insculpta* (Wallr.) Theiss et Syd. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **61**, 12—13.
— 1953. (*Ranunculus acer* L. × *Ranunculus Steveni* Andrz.) H. Hess, ein neuer Bastard aus dem St. Galler Rheintal. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **63**, 267—270.
- H y l a n d e r , N., 1945. Nomenklatorische und systematische Studien über nordische Gefäßpflanzen. Uppsala Univ. Arsskr., **7**, 173—174.
- J a n c h e n , E., und N e u m a y e r , H., 1942. Beiträge zur Benennung, Bewertung und Verbreitung der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands I. Österr. bot. Zeitschr., **91**, 244.
- J o h a n s e n , D. A., 1940. Plant Microtechnique, S. 523. New York und London.
- K e l l e r , J., 1943. De originalibus Crantzianis (Plantae phanerogamae). Ann. Musei nationalis Hungarici, **36**, 126.
- K e r n e r , A., 1881. Schedae ad Floram Exsiccatam Austro-Hungaricam, S. 24. Vindobonae.
- K i s s e r , J., 1932. Die botanisch-mikrotechnischen Schneidemethoden. In A b d e r - h a l d e n : Handb. biolog. Arbeitsmethoden, **4**, 391—738. Wien.
- K o c h , J. W. D., 1857. Synopsis Florae Germanicae et Helveticae, **1**, 15. Lipsiae.
- K o c h , W., 1944. Pflanzensoziologie und Wald. In: Wald und Waldwirtschaft im Kt. St. Gallen, S. 13.

- K o m a r o v , V. L., 1937. Flora URSS. Acad. Sc. URSS, Mosqua-Leningrad, **7**, 418—472.
- K ü h n , A., 1939. Grundriße der Vererbungslehre. Leipzig.
- K u m m e r , G., 1941. Die Flora des Kantons Schaffhausen mit Berücksichtigung der Grenzgebiete. Mitt. Naturf. Ges., Schaffhausen, **17**, 367.
- L a n d o l t , E., und H e s s , H., 1954. Untersuchungen am Originalmaterial von *Ranunculus breyninus* Cr. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **64** (im Druck).
- L a n g l e t , O., 1927. Beiträge zur Zytologie der *Ranunculaceen*. Sv. Bot. Tidskr., **21**, 1—27.
- 1932. Über die Chromosomenverhältnisse und Systematik der *Ranunculaceen*. Sv. Bot. Tidskr., **26**, 381—400.
- M a n s f e l d , R., 1940. Verzeichnis der Farn- und Blütenpflanzen des Deutschen Reiches, S. 96. Jena.
- 1943. Zur Nomenklatur der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands XII. Fedde Rep., **52**, 172—176.
- M a y e r , M., 1939. Ökologisch-pflanzensoziologische Studien über die *Filipendula ulmaria* - *Geranium palustre* Azzoziation. Beitr. geobot. Landesaufnahme der Schweiz, Heft 23.
- R e i c h e n b a c h , L., 1830—1832. Flora germanica excursioria, S. 724. Lipsiae.
- R e i c h e n b a c h , H. G. fil., 1840. Deutschlands Flora, **4**, 91. Leipzig.
- R o m e i s , B., 1948. Mikroskopische Technik, S. 159—160. München.
- R o u y , G., et F o u c a u d , J., 1893. Flore de France, **1**, 96, 102.
- S c h i n z , H., und T h e l l u n g , A., 1907. Beiträge zur Schweizer Flora. Bulletin de l'Herbier Boissier, 2^e série, **7**, 182.
- und K e l l e r , R., 1923. Flora der Schweiz, S. 265. Zürich.
- S c h ü r h o f f , P. N., 1915. Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von *Ranunculus acer*. Jahrb. wissensch. Bot., **55**, 499—516.