

Zeitschrift:	Botanica Helvetica
Herausgeber:	Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band:	91 (1981)
Artikel:	Verwandtschaftsbeziehungen zwischen der Gruppe des <i>Ranunculus polyanthemos</i> L. und <i>R. repens</i> L. sowie Arten der Gruppen des <i>R. acris</i> L. und des <i>R. bulbosus</i> L.
Autor:	Baltisberger, Matthias
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-64302

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: 13.02.2026

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

Verwandtschaftsbeziehungen zwischen der Gruppe des *Ranunculus polyanthemos* L. und *R. repens* L. sowie Arten der Gruppen des *R. acris* L. und des *R. bulbosus* L.

von *Matthias Baltisberger*

Geobotanisches Institut
Eidg. Technische Hochschule
Zürich

Manuskript eingegangen am 22. April 1981

Inhalt

1. Einleitung — 2. Herkunft des Untersuchungsmaterials — 3. Methoden — 4. Ergebnisse —
4.1. *R. acris* L. s.1, 4.2. *R. bulbosus* L. s.1, 4.3. *R. repens* L. — 5. Zusammenfassung und Schluß —
6. Literaturverzeichnis

1. Einleitung

Die Artengruppe des *Ranunculus polyanthemos* L. umfaßt in Europa *R. nemorosus* DC., *R. polyanthemoïdes* Bor., *R. polyanthemophyllus* Koch et Hess, *R. polyanthemos* L., *R. serpens* Schrank und *R. Thomasii* Ten. (Tutin et al. 1964). Diese Gruppe zeichnet sich innerhalb der Gattung *Ranunculus* durch die folgenden Merkmale aus: 2- bis mehrjährig, mit kurzem Rhizom; grundständige Blätter radiär geteilt; Blütenstiel gefurcht; Perigonblätter den gelben Honigblättern anliegend; Früchtchen berandet, kahl; Blütenboden behaart.

Die *polyanthemos*-Gruppe wurde morphologisch, zytologisch und experimentell (Kreuzungsexperimente) untersucht von Hess (1955) und Baltisberger (1980). Dabei zeigte sich, daß die Arten dieses Verwandtschaftskreises selbstinkompatibel und allogam sind; sie bastardieren leicht miteinander und die Bastarde sind vollständig fertil. Alle Arten sind diploid und haben $2n = 16$ Chromosomen; die Karyotypen der einzelnen Arten lassen sich nicht unterscheiden.

Es stellte sich die Frage, ob die Gruppe des *R. polyanthemos* genetisch isoliert ist gegenüber anderen *Ranunculus*-Arten, welche in wichtigen Merkmalen mit der *polyanthemos*-Gruppe übereinstimmen. Schon Brügger (1878-1880) glaubte, auf seinen zahlreichen Exkursionen im Alpengebiet Bastarde gefunden zu haben, an denen Arten der *polyanthemos*-Gruppe beteiligt sind (*R. bulbosus* × *R. nemorosus*, *R. lanuginosus* × *R. nemorosus*, *R. montanus* × *R. nemorosus*, *R. montanus* × *R. nemorosus* × *R. repens*,

R. nemorosus × *R. oreophilus*). Freyn (1889) interpretiert anhand des Herbarmaterials von Brügger alle diese «Bastarde» als zum Teil abweichende, meist aber ganz normale Vertreter reiner Arten; hingegen akzeptiert er den von Schmalhausen (1875) publizierten Bastard *R. bulbosus* × *R. polyanthemos* (siehe 4.2.4.).

Kreuzungsexperimente zwischen Arten der *polyanthemos*-Gruppe und Arten, welche nicht zu dieser Gruppe gehören, wurden von Landolt (1954) mit Arten aus der Gruppe des *R. montanus* Willd., Hess (1955) mit *R. lanuginosus* L. und Coles (1977) mit *R. repens* L. durchgeführt. Bei allen diesen Kreuzungsexperimenten konnten keine normal ausgebildeten Früchtchen geerntet werden.

Um die Kenntnisse über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen der *polyanthemos*-Gruppe und anderen *Ranunculus*-Arten weiter zu vertiefen, wurden zytologische Untersuchungen und Kreuzungsexperimente durchgeführt. Dazu standen neben den Arten aus der Gruppe des *R. polyanthemos* Arten aus 3 verschiedenen anderen Gruppen zur Verfügung: *R. acris* L. s.1 (*R. acris* L. s. str., *R. Friesianus* Jord.), *R. bulbosus* L. s. 1 (*R. bulbosus* L. s.str., *R. neapolitanus* Ten.) und *R. repens* L.

Herbarbelege befinden sich im Herbar des Geobotanischen Institutes der Eidg.-nössischen Technischen Hochschule Zürich (ZT).

2. Herkunft des Untersuchungsmaterials

Die Arten sind alphabetisch geordnet.

R. acris.— *Italien*. 1) Feuchte Wiese, etwa 1 km S der Station La Palema, ca. 20 km SE von Sulmona, Abruzzen; 1250 m; leg. M. Baltisberger & M. Müller, 8.6.1977.— *Jugoslawien*. 2) Wiese an der Straße Senj - Otočac, kurz nach der Paßhöhe, Dalmatien; 650 m; leg. E. und M. Baltisberger, 16.9.1975.

R. bulbosus.— *Schweiz*. 3) Straßenbord in Villigen, Kt. Aargau; 350 m; leg. M. Baltisberger, 26.5.1978

R. Friesianus.— *Schweiz*. 4) Wiesenböschung zwischen Oberlinsbach und Salhöchi, N von Aarau, Kt. Aargau; 570 m; leg. H. Hess, 14.11.1974.— *Jugoslawien*. 5) Wiese zwischen Pazinski-Novaki und Cerovlje, ca. 6 km NE von Pazin, Istrien; 400 m; leg. E. und M. Baltisberger, 5.9.1975.

R. neapolitanus.— *Griechenland*. 6) Feuchtes Straßenbord bei Terpsithea, ca. 10 km N der Straße Amfissa - Nafpaktos; 620 m; leg. M. Baltisberger und M. Müller, 18.6.1977.

R. nemorosus.— *Schweiz*. 7) Wiesenböschung zwischen Oberlinsbach und Salhöchi, N von Aarau, Kt. Aargau; 570 m; leg. H. Hess, 14.11.1974.— *Frankreich*. 8) Lichter Carpinuswald, Soulzmatt, Elsaß; 400 m; leg. M. Baltisberger, 13.8.1977.— *Oesterreich*. 9) Steiler, feuchter Hang oberhalb Obergurgl, Oetztaler Alpen, Tirol; 1950 m; leg. F. Humm, Sommer 1976.

R. polyanthemophyllus.— *Schweiz*. 10) Am Rande der Rheinauen bei Ragaz, Kt. St. Gallen; 500 m; leg. H. Hess, Oktober 1974.

R. polyanthemos.— *Deutsche Demokratische Republik*. 11) Trockenrasen längs Gebüschen, Kohnstein bei Seega; leg. E. Landolt, 5.7.1968. (Pflanzen aus Samen im Gewächshaus gezogen.)— *Polen*. 12) Białystok, Białowieża; leg. J. Duvigneaud, 28.7.1973. (Pflanzen aus Samen im Gewächshaus gezogen.)

R. repens.— *Schweiz*. 13) Straßenbord unterhalb Birmensdorf, Reppischthal, Kt. Zürich; 460 m; leg. M. Baltisberger, November 1977.— *Italien*. 14) Straßenbord, etwa 1 km S der Station La Palema, ca. 20 km SE von Sulmona, Abruzzen; 1250 m; leg. M. Baltisberger und M. Müller, 8.6.1977.

R. Thomasii.— *Italien*. 15) Feuchte Wiese, etwa 1 km S der Station La Palema, ca. 20 km SE von Sulmona, Abruzzen; 1250 m; leg. M. Baltisberger und M. Müller, 8.6.1977.— 16) Wiese mit Gebüschen, N-Seite des Monte Botte Donato, La Sila, Calabrien; 1670 m; leg. M. Baltisberger und M. Müller 9.6.1977.— 17) Wiese unterhalb des Gipfels des Monte Botte Donato, La Sila, Calabrien; 1890 m; leg. M. Baltisberger und M. Müller, 9.6.1977.

3. Methoden

3.1. Zytologische Methoden

Die Chromosomenzahl wurde an mehreren Pflanzen jeder Population untersucht. Dabei wurden pro Pflanze 10-20 Metaphasen in Wurzelspitzen ausgezählt.

Die Wurzelspitzen wurden während 2-4 Stunden mit einer 0,05 %-igen Colchizinlösung vorbehandelt, anschließend in Aethanol/Eisessig (3:1) fixiert und darin im Kühlschrank aufbewahrt. Für die Anfärbung der Chromosomen wurden die Wurzelspitzen in Orcein-lacto-propionsäure (nach Dyer 1963) gegeben und über Nacht im Kühlschrank gelassen. Darauf wurden sie kurz aufgekocht und in einem Tropfen Orcein-lacto-propionsäure gequetscht.

3.2. Kreuzungsexperimente

Bei weit entwickelten Blütenknospen oder sich öffnenden Blüten wurden die Antheren entfernt und die Narben bestäubt. Um andere Bestäubungen zu verhindern, wurden über die Blüten zylindrische Hülsen gestülpt und mit Watte zugestopft. Die Blütenstiele wurden mit der Kreuzungsnummer gekennzeichnet und mit einer Stütze versehen. Die nach 4-5 Wochen noch grün geernteten Früchtchen wurden sofort ausgesät und konnten so bereits innerhalb von 4-6 Wochen keimen (Hess 1955).

4. Ergebnisse

4.1. *Ranunculus acris* L. s.l.

4.1.1. *Morphologie*.— Die gemeinsamen Merkmale der *acris*- und der *polyanthemos*-Gruppe sind: Pflanzen mehrjährig; Blätter radiär geteilt; Perigonblätter den gelben Honigblättern anliegend; Früchtchen berandet und kahl.

Die Arten der *acris*-Gruppe unterscheiden sich von den Arten der *polyanthemos*-Gruppe durch die nicht gefurchten Blütenstiele und den kahlen Blütenboden.

Der Verwandtschaftskreis des *R. acris* umfaßt in Europa neben *R. acris* L. noch *R. borealis* Trautv., *R. Friesianus* Jord., *R. granatensis* Boiss., *R. lanuginosus* L., *R. serbicus* Vis. und *R. strigulosus* Schur (Tutin et al. 1964). (*R. brutius* Ten. hingegen gehört nicht zur *acris*-Gruppe, da bei dieser Art der Blütenboden behaart ist.)

Für die zytologischen Untersuchungen und die Kreuzungsexperimente standen Pflanzen von *R. acris* und *R. Friesianus* zur Verfügung. *R. acris* hat tiefer geteilte Blätter mit schmäleren Abschnitten als *R. Friesianus*; das Rhizom von *R. acris* ist kurz (bis 1 cm), *R. Friesianus* hingegen hat ein langes, horizontales Rhizom (bis 10 cm lang).

4.1.2. *Zytologie*.— Meine Zählungen ergaben bei *R. acris* und bei *R. Friesianus* dieselbe Chromosomenzahl; bei allen untersuchten Pflanzen aus den zur Verfügung stehenden 4 Populationen konnte ich $2n = 2x = 14$ Chromosomen zählen.

Die Artengruppe des *R. acris* hat die Chromosomengrundzahl $x = 7$, im Gegensatz zur *polyanthemos*-Gruppe mit der Grundzahl $x = 8$. Die meisten Sippen sind diploid (so *R. acris* und *R. Friesianus*, siehe auch Hess 1953 [*R. Friesianus* unter dem Namen *R. Steveni* Andrs.]); daneben gibt es aber auch höherpolyploide Sippen (*R. lanuginosus* ist tetraploid [Hess 1955]; Nygren [in Löve und Löve 1948] gibt für *R. acris* ssp. *borealis* unter anderen sogar eine oktoploide Sippe mit $2n = 56$ Chromosomen an). Literaturzusammenstellung bei Hara und Kurosawa (1956).

4.1.3. *Kreuzungsexperimente und Bastarde*.— Insgesamt wurden 29 Kreuzungen zwischen Arten der *acris*-Gruppe (*R. acris* und *R. Friesianus*) und Arten der *polyanthemo-*

mos-Gruppe (*R. nemorosus*, *R. polyanthemophyllus*, *R. polyanthemos* und *R. Thomasii*) durchgeführt (Tab. 1). Aus allen diesen Kreuzungsversuchen entwickelte sich kein einziges Früchtchen.

Tab. 1: Kreuzungen zwischen Arten der *acris*- und der *polyanthemos*-Gruppe

Kreuzung	bestäubte Blüten
<i>R. acris</i> × <i>R. nemorosus</i>	5
<i>R. acris</i> × <i>R. polyanthemophyllus</i>	2
<i>R. acris</i> × <i>R. polyanthemos</i>	4
<i>R. Friesianus</i> × <i>R. nemorosus</i>	6
<i>R. Friesianus</i> × <i>R. polyanthemophyllus</i>	8
<i>R. Friesianus</i> × <i>R. Thomasii</i>	4

4.1.4. *Folgerungen*.— Wie die zytologischen und experimentellen Befunde zeigen, sind *R. acris* und *R. Friesianus* nicht verwandt mit der Artengruppe des *R. polyanthemos*. Dies zeigte Hess (1955) auch für den tetraploiden *R. lanuginosus*, der auch zur *acris*-Gruppe gehört.

Aufgrund dieser Resultate können Bastarde zwischen den Arten der *acris*- und der *polyanthemos*-Gruppe in der Natur nicht erwartet werden.

4.2. *Ranunculus bulbosus* L. s.l.

4.2.1. *Morphologie*.— Die folgenden Merkmale sind der *bulbosus*- und der *polyanthemos*-Gruppe gemeinsam: die Pflanzen sind mehrjährig, die Blätter radiär geteilt, die Blütenstiele gefurcht, die Honigblätter gelb und der Blütenboden behaart; die Früchtchen sind berandet und kahl.

Im Gegensatz zur Artengruppe des *R. polyanthemos* besitzt die Artengruppe des *R. bulbosus* zurückgebogene, dem Blütenstiel anliegende Perigonblätter; einige Arten der Gruppe des *R. bulbosus* haben zudem einen am Grunde knollig verdickten Stengel.

Zur Verwandtschaft des *R. bulbosus* gehören in Europa neben *R. bulbosus* L. *R. adscendens* Brot., *R. Aleae* Willk., *R. bulbifer* Jord., *R. castellanus* Boiss. et Reuter, *R. gallicicus* Willk., *R. neapolitanus* Ten. und *R. pratensis* C. Presl (Tutin et al. 1964).

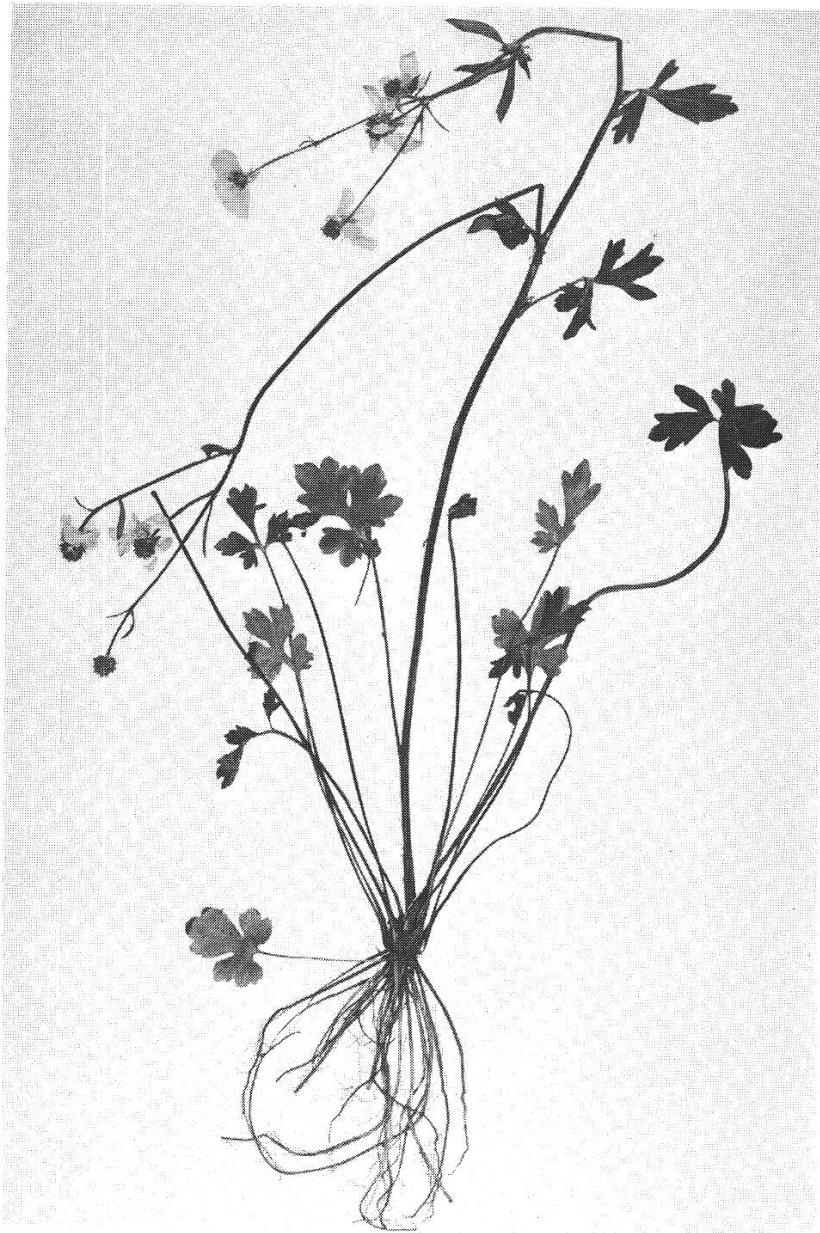
Für die vorliegende Arbeit standen Pflanzen von *R. bulbosus* und *R. neapolitanus* zur Verfügung. *R. bulbosus* hat einen am Grunde knollig verdickten Stengel; dagegen ist der Stengel von *R. neapolitanus* am Grunde nicht verdickt.

4.2.2. *Zytologie*.— Meine Zählungen ergaben bei *R. bulbosus* die diploide Chromosomenzahl $2n = 2x = 16$, desgleichen bei *R. neapolitanus*. Diese Chromosomenzahlen stimmen mit den Angaben in der Literatur überein (Tab. 2). Die einzige abweichende Zahl stammt von Matsuura und Suto (1935); sie geben für *R. bulbosus* die diploide Chromosomenzahl mit 14 an, zweifeln aber selbst an der richtigen Bestimmung des Materials.

Alle untersuchten Bastardpflanzen aus Kreuzungen von *R. bulbosus* und *R. neapolitanus* mit Arten der *polyanthemos*-Gruppe hatten wie die Elternpflanzen $2n = 2x = 16$ Chromosomen.

4.2.3. *Kreuzungsexperimente und Bastarde*.— a) *Kreuzungen mit R. bulbosus* L. s. str. Es wurden 20 Kreuzungen zwischen *R. bulbosus* und Arten aus der *polyanthemos*-

Abb. 1: Experimentell hergestellter Bastard *Ranunculus neapolitanus* Ten. × *R. polyanthemophyllus* Koch et Hess. 1/3 natürlicher Größe.



Gruppe (*R. nemorosus* und *R. Thomasi*) durchgeführt. Diese Kreuzungen zeigten einen reduzierten Fruchtchenansatz (ca. 60 %); die Keimungsrate betrug im Durchschnitt etwa 25 % (Tab. 3).

Obwohl die Elternarten aller Kreuzungen ausdauernd sind, starben alle Bastarde, bevor sie zum Blühen kamen.

b) Kreuzungen mit *R. neapolitanus* Ten. (Abb. 1). Die 22 Kreuzungen von *R. neapolitanus* mit Arten der *polyanthemos*-Gruppe (*R. nemorosus*, *R. polyanthemophyllus*, *R. polyanthemos* und *R. Thomasi*) zeigten einen reduzierten Fruchtchenansatz (ca. 50 %); es keimten etwa 40 % der Samen (Tab. 3).

Alle Bastarde waren reduziert vital. Obwohl beide Eltern ausdauernd sind, starben die Bastarde nach 1-2 Jahren, spätestens nach der ersten Blühperiode. Etwa zwei Drittel der Bastarde (78) kamen gar nicht zum Blühen.

Die Blattformen der Bastarde waren intermediär. Bei 9 der 37 zum Blühen gekommenen Bastardpflanzen konnte ein den Honigblättern anliegendes Perigon festgestellt

Tab. 2: Chromosomenzählungen bei *R. bulbosus* und *R. neapolitanus*

Autor	Jahr	Anzahl Populationen	2n	Materialherkunft
<i>R. bulbosus</i>				
Hocquette	1922	2	16	?
Langlet	1927	?	16	?
Larter	1932	?	16	?
Matsuura & Suto	1935	1	14	Holland
Tischler	1935	?	16	Westdeutschland
	1937	1	16	Westdeutschland
Böcher	1938	1	16	Dänemark
De Barros Neves	1944	1	16	Portugal
Mattick (in Tischler)	1950	?	16	?
Rutishauser & Hunziker	1950	?	16	?
Kurita	1958	?	16	?
Tomaszewski	1959	5	16	Polen
Guinochet & Logeois	1962	1	16	Frankreich
Sorsa	1963	1	16	Finnland
Gregson	1965	1	16	Schweden
		12	16	England
Gadella & Kliphuis	1966	1	16	Holland
Delay	1968	1	16	Frankreich
Gadella & Kliphuis	1968	3	16	Holland
Tornadore & Garbari	1970	1	16	Italien
Dahlgren et al.	1971	1	16	Balearen
Roy & Sharma	1971	?	16	Ostdeutschland
Van Loon et al.	1971	1	16	Frankreich
Kapoor (in Löve)	1972	1	16	Kanada
Goepfert	1974	6	16	?
Vachova (in Majovsky et al.)	1974	1	16	Tschechoslowakei
Van Loon & de Jong (in Löve)	1978	1	16	Frankreich
Baltisberger	unpubl.	1	16	Schweiz
<i>R. neapolitanus</i>				
? (in Tutin et al.)	1964	?	16	?
Gregson	1965	1	16	Griechenland
Agopova (in Löve)	1980	1	16	Rußland
Baltisberger	unpubl.	1	16	Griechenland

werden, alle übrigen 28 Bastarde zeigten die für *R. neapolitanus* typische, dem Blütenstiell anliegende Stellung der Perigonblätter. Die Fruchtchenschnäbel waren intermediär.

Die Fertilität aller Bastarde war sehr stark reduziert: der Pollen wurde nur zu 10 bis 40 % gut ausgebildet (bei den Elternpflanzen waren mehr als 90 % der Pollenkörper normal ausgebildet!); es wurden nur vereinzelt normal aussehende Fruchtchen gebildet, welche alle nicht keimten.

4.2.4. Folgerungen.— Die Karyotypen der Arten der *polyanthemos*-Gruppe (Baltisberger 1980) sind denjenigen der *bulbosus*-Gruppe ähnlich (Gregson [1965, *R. bulbosus* und *R. neapolitanus*], Roy und Sharma [1971, *R. bulbosus*] und Goepfert [1974, *R. bulbosus*, *R. gallicicus* und *R. pratensis*]). Übereinstimmende Karyotypen sind aber kein

Tab. 3: Kreuzungen zwischen Arten der *bulbosus*- und der *polyanthemos*-Gruppe

Kreuzung	bestäubte Blüten	Blüten mit Früchtchen-ansatz	gezogene Bastarde
R. bulbosus × R. nemorosus	14	11	39
R. bulbosus × R. Thomasii	6	3	12
R. neapolitanus × R. nemorosus	7	5	18
R. neapolitanus × R. polyanthemophyllus	4	3	32
R. neapolitanus × R. polyanthemos	6	6	36
R. neapolitanus × R. Thomasii	5	5	29

Beweis für eine nahe Verwandtschaft; so haben auch *R. alpestris* L. und *R. Seguieri* Vill. denselben Karyotyp, stehen sich aber verwandtschaftlich nicht nahe (Baltisberger und Müller 1981).

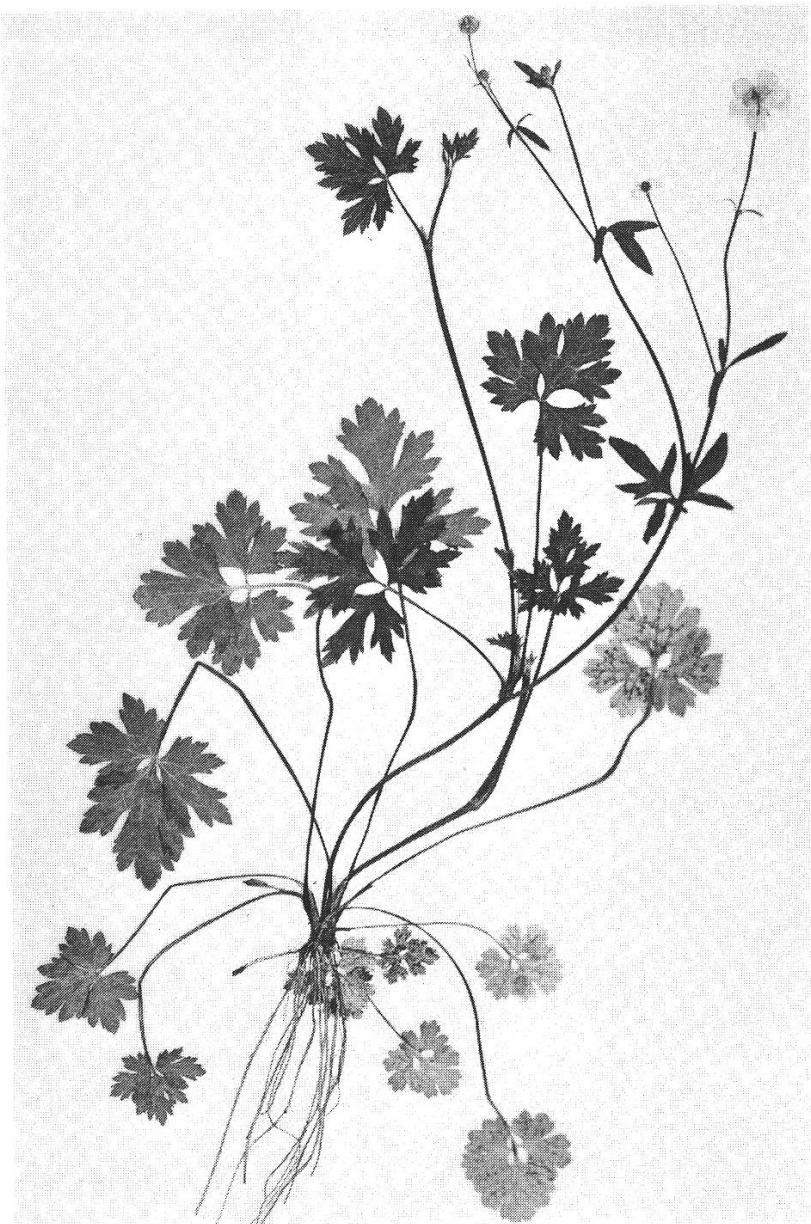
Die Resultate der Kreuzungsexperimente zeigen, daß in der Natur Bastarde zwischen Arten der *bulbosus*- und der *polyanthemos*-Gruppe entstehen können. Diese Bastarde sind aber wegen ihrer reduzierten Vitalität und Fertilität selten. Ich habe nur an zwei Stellen Pflanzen gefunden, welche Bastarde zwischen *R. bulbosus* und Arten der *polyanthemos*-Gruppe sein könnten:

1) In einer gemischten Population von *R. bulbosus* und *R. nemorosus* in den Apuanischen Alpen (Italien) konnten im Jahre 1977 ein und 1978 zwei vermutliche Bastarde gefunden werden. Diese Pflanzen hatten keinen knollig verdickten Stengelgrund, und die Perigonblätter waren den Honigblättern anliegend. Die Blätter waren typische *bulbosus*-Blätter. Nur etwa 60 % des Pollens war normal ausgebildet, während andere Pflanzen dieses Fundortes zu diesem Zeitpunkt (anfangs Juni) eine Pollenfertilität von über 90 % aufwiesen.

2) Eine bei Visp (VS, Schweiz) gefundene Pflanze hatte einen Habitus und Blätter wie *R. polyanthemophyllus*. Die Perigonblätter aber waren zum Teil schief abstehend, zum Teil sogar wie bei *R. bulbosus* zurückgebogen und dem Blütenstiele anliegend. Der Anteil an gut ausgebildetem Pollen betrug keine 10 %, was für diese Zeit (anfangs Juni) bei einem Hahnenfuß der *polyanthemos*-Gruppe außergewöhnlich ist. Die Stellung der Perigonblätter und die niedrige Pollenfertilität lassen vermuten, daß es sich bei dieser Pflanze um einen Bastard zwischen *R. bulbosus* und einer Art aus der *polyanthemos*-Gruppe handelt. Dabei kann sowohl *R. nemorosus* als auch *R. polyanthemophyllus* als der eine Elter in Frage kommen (beide Arten kommen im Wallis vor). In der Nähe dieses vermutlichen Bastardes konnte aber weder *R. bulbosus* noch eine der beiden anderen Arten gefunden werden.

Schmalhausen (1875) beschreibt aus der Nähe von Narva, Gouvernement St. Petersburg (dem heutigen Leningrad), eine gemischte Population von *R. bulbosus* und *R. polyanthemos*, in der Bastarde dieser beiden Arten häufig und in allen denkbaren Zwischenformen vorkommen sollen. Bemerkenswert ist auch, daß diese als Bastarde angenommenen Pflanzen eine kaum reduzierte Fertilität aufweisen; Schmalhausen

Abb. 2: Experimentell hergestellter Bastard *Ranunculus nemorosus* DC. × *R. repens* L. 1/4 natürlicher Größe.



(1875a) schreibt: «Es ist ein in hohem Grade fruchtbare Bastard» (S. 538). Ob diese Pflanzen wirklich Bastarde zwischen *R. bulbosus* und *R. polyanthemos* waren, kann nicht beurteilt werden; die experimentellen Befunde sprechen dagegen.

4.3. *Ranunculus repens*

4.3.1. *Morphologie*.— *Ranunculus repens* hat viele Merkmale mit der *polyanthemos*-Gruppe gemeinsam: die Pflanzen sind mehrjährig, die Blätter radiär geteilt, die Blütenstiele gefurcht, und der Blütenboden ist behaart; die Perigonblätter liegen den gelben Honigblättern an; die Früchtchen sind berandet und kahl.

Im Gegensatz zu den Vertretern der Artengruppe des *R. polyanthemos* bildet *R. repens* lange, oberirdische Ausläufer. Auch sind die Mittelabschnitte der grundständigen Blätter auffallend gestielt.

4.3.2. *Zytologie*.— Meine Zählungen an Pflanzen aus der Schweiz und aus Italien ergaben eine tetraploide Chromosomenzahl von $2n = 4x = 32$. *Ranunculus repens* hat also, wie alle Arten aus der *polyanthemos*-Gruppe, die Chromosomengrundzahl $x = 8$, ist aber im Gegensatz zu diesen Arten, welche alle diploid ($2n = 2x = 16$) sind, tetraploid.

Die meisten Angaben in der Literatur stimmen damit überein, aber es existieren auch einige Angaben mit abweichenden Chromosomenzahlen (Tab. 4). Dabei sind die Angaben in der Literatur für diploiden *R. repens* zum Teil sehr zweifelhaft: Bruun (1932) formuliert seine Ergebnisse so, daß nicht mit Sicherheit gesagt werden kann, ob er wirklich diploide Pflanzen gefunden hat. Rohweder (1937) gibt sowohl die diploide als auch die tetraploide Chromosomenzahl an; das Material stammte aus der DDR. Mattick (in Tischler 1950) gibt ohne weitere Angaben für *R. repens* die Chromosomenzahlen $2n = 16$ und 32 an. Kuzmanov und Kozuharov (1969) geben an Pflanzen aus Bulgarien $2n = 16$ Chromosomen an und sagen im Kommentar, daß diese Zahl mit den Angaben von Larter (1932), Sokolovskaya und Strelkova (1960) und Skalińska et al. (1961) übereinstimmen; dazu ist zu bemerken, daß sowohl Larter als auch Sokolovskaya und Strelkova die Chromosomenzahl von *R. repens* nur mit $2n = 32$ angeben und die Arbeit von Skalińska et al. überhaupt keine Angaben über *R. repens* enthält. Pervova et al. (1971) stellten an Pflanzen aus derselben Population aus Rußland verschiedene Chromosomenzahlen fest ($2n = 16, 18, 20, 24, 28$).

Diploider *R. repens* scheint, wenn überhaupt, nur im östlichen Teil Europas und in Asien vorzukommen. Es wäre interessant, Kreuzungsexperimente zwischen diploidem *R. repens* und den ebenfalls diploiden Arten der *polyanthemos*-Gruppe durchzuführen. Leider stand aber kein diploider *R. repens* zur Verfügung.

Zählungen bei der Bastardpflanze aus einer Kreuzung von *R. nemorosus* (Mutterpflanze!) mit *R. repens* ergaben $2n = 4x = 32$ Chromosomen. Ebenso war die Pflanze aus einer Rückkreuzung mit *R. repens* tetraploid ($2n = 32$).

4.3.3. *Kreuzungsexperimente und Bastarde*.— Es wurden 14 Kreuzungen zwischen *R. repens* und Arten der *polyanthemos*-Gruppe (*R. nemorosus* und *R. polyanthemos*) durchgeführt. Dabei zeigte nur eine Kreuzung mit *R. nemorosus* als Mutterpflanze einen spärlichen Fruchtchenansatz (5 Früchtchen). Eines dieser Früchtchen keimte und wuchs zu einer kräftigen Pflanze heran (Abb. 2).

Diese Bastardpflanze war sehr vital. Die Stengel waren schief aufrecht bis niedrigliegend, an den Blattachseln wurzelnd. Die grundständigen Blätter waren intermediär; der Mittelabschnitt war kürzer gestielt und die Abschnitte waren weniger tief geteilt als bei *R. repens*. Die Stengelblätter waren den grundständigen ähnlich, oft zu mehreren beisammen (Rosetten bildend). Die Blüten sahen aus wie bei den Elternpflanzen; der Pollen war aber nur zu etwa 30 % normal ausgebildet.

An dieser Pflanze wurden 5 Selbstbestäubungen und 8 Rückkreuzungen durchgeführt. Die Selbstbestäubungen ergaben keinen Fruchtchenansatz. Bei den 4 Rückkreuzungen mit *R. nemorosus* als Mutterpflanze zeigten 2 Blüten keinen und 2 Blüten einen reduzierten Fruchtchenansatz; von den 6 gut ausgebildeten Früchtchen keimte keines. Von den 4 Rückkreuzungen mit *R. repens* als Mutterpflanze bildeten sich bei 3 Blüten keine normalen Früchtchen aus, nur bei einer Blüte konnten 19 gut ausgebildete Früchte geerntet werden. Von diesen 19 Früchtchen keimte ein einziges. Die daraus gezogene Pflanze bildete lange, an den Blattachseln wurzelnde Ausläufer. Die Blätter waren ähnlich wie bei der Bastardpflanze *R. nemorosus* × *R. repens*, dem einen Elter. Die Pflanze kam aber nicht zum Blühen und ging nach zwei Jahren ein.

Tab. 4: Chromosomenzählungen bei *R. repens*

Autor	Jahr	Anzahl Populationen	2n	Materialherkunft
Marchal	1920	?	24	?
Hocquette	1922	?	32	?
Langlet	1927	?	32	?
Bruun	1932	?	16	?
		?	32	?
Larter	1932	?	32	?
Matsuura & Suto	1935	2	32	Japan
Tischler	1935	?	32	Westdeutschland
Rohweder	1937	3	16	Ostdeutschland
			32	
Tischler	1937	1	28	Westdeutschland
De Barros Neves	1944	20	32	Portugal
Vaarama (in Löve & Löve)	1948	?	32	?
Polya	1949	1	32	Ungarn
De Barros Neves	1950	1	32	Portugal
Mattick (in Tischler)	1950	?	16	?
		?	32	?
Rutishauser & Hunziker	1950	?	32	?
Löve & Löve	1956	1	32	Island
Kurita	1958	?	32	?
Tomaszewski	1959	18	32	Polen
Sokolovskaya	1960	1	32	Rußland
Sokolovskaya & Strelkova	1960	1	32	Rußland
Sorsa	1962	1	32	Finnland
Sokolovskaya	1963	1	32	Kamtschatka (E-Asien)
Gregson	1965	22	32	England
Gadella & Kliphuis	1966	1	32	Holland
Sokolovskaya	1966	1	32	Rußland
Alexandrova	1967	1	32	Rußland
Gadella & Kliphuis	1968	14	32	Holland
Gadella (in Löve)	1968	1	32	Finnland
Sokolovskaya	1968	1	32	Rußland
Taylor & Mulligan	1968	1	32	Kanada
Kuzmanov & Kozuharov	1969	1	16	Bulgarien
Tornadore & Garbari	1970	1	32	Italien
Sokolovskaya	1970	1	32	Rußland
Lovka et al. (in Löve)	1971	1	32	Jugoslawien
Marchi	1971	1	32	Italien
Pervova et al.	1971	1	16	Rußland
			18	
			20	
			24	
			28	
Kapoor (in Löve)	1972	1	32	Kanada
Goepfert	1974	6	32	Europa und Kanada
Löve & Kjellqvist	1974	2	32	Spanien
Scott (in Löve)	1974	1	14	Kanada
Vachova (in Majovsky et al.)	1974	1	32	Tschechoslowakei
Coles	1977	?	32	div. Orte in Europa
Agapova (in Löve 1980b)	1980	1	32	Rußland
Van Loon (in Löve)	1980	1	32	Jugoslawien
Baltisberger	unpubl.	1	32	Schweiz
		1	32	Italien

4.3.4. Folgerungen.— Der Karyotyp von *R. repens* (Gregson 1965, Goepfert 1974) und die Karyotypen der Arten der *polyanthemos*-Gruppe (Baltisberger 1980) sind ähnlich. Daß aber trotzdem starke Isolationsbarrieren bestehen, zeigen die Kreuzungsexperimente. Coles (1977) erhielt bei Kreuzungen von diploidem *R. nemorosus* mit tetraploidem *R. repens* keine gut ausgebildeten Früchtchen. Ein Hindernis für die Kreuzbarkeit ist die unterschiedliche Ploidiestufe. Daß diese Barriere durchbrochen werden kann, zeigt der Bastard aus einer Eizelle mit diploidem, unreduziertem Chromosomensatz von *R. nemorosus* mit *R. repens*.

In der Natur könnten aufgrund der Kreuzungsexperimente Bastarde zwischen *R. repens* und Arten der *polyanthemos*-Gruppe auftreten. Wegen ihrer großen Vitalität (vegetative Fortpflanzung!) könnten sich solche Bastarde trotz ihrer reduzierten Fertilität halten. Bis jetzt wurden aber noch keine solchen Bastarde bekannt.

5. Zusammenfassung und Schluß

Es wurden die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen der Artengruppe des *Ranunculus polyanthemos* L. und anderen, morphologisch ähnlichen *Ranunculus*-Arten untersucht. Dazu standen Pflanzen folgender Arten zur Verfügung: Gruppe des *R. acris* L. (*R. acris* L. s. str., *R. Friesianus* Jord.), Gruppe des *R. bulbosus* L. (*R. bulbosus* L. s. str., *R. neapolitanus* Ten.) und *R. repens* L.

Aus den zytologischen Untersuchungen geht hervor:

- 1) Die Arten der *acris*-Gruppe besitzen die Chromosomengrundzahl $x = 7$, im Gegensatz zur *polyanthemos*-Gruppe mit $x = 8$.
- 2) Die *bulbosus*-Gruppe und *R. repens* haben wie die *polyanthemos*-Gruppe die Chromosomengrundzahl $x = 8$.
- 3) Die Arten der *bulbosus*-Gruppe sind diploid ($2n = 16$) wie alle Arten der *polyanthemos*-Gruppe.
- 4) *R. repens* ist tetraploid ($2n = 32$).

Die Kreuzungsexperimente haben folgendes gezeigt:

- 1) Die Arten der *acris*-Gruppe lassen sich nicht mit Arten der *polyanthemos*-Gruppe kreuzen. Diese beiden Gruppen sind nicht miteinander verwandt.
- 2) Arten der *bulbosus*-Gruppe können mit Arten der *polyanthemos*-Gruppe gekreuzt werden. Nur wenige Früchtchen keimten; viele Bastarde blieben steril; blühende Bastarde waren reduziert fertil und gingen nach der ersten Blühperiode ein. Es besteht eine gewisse genetische Affinität zwischen den beiden Gruppen.
- 3) Die Arten der *polyanthemos*-Gruppe sind unter speziellen Voraussetzungen (unreduzierte Gameten) mit dem tetraploiden *R. repens* kreuzbar. Der erhaltene, tetraploide Bastard war reduziert fertil, aber sehr vital. Die verschiedenen Ploidiestufen stellen eine starke Kreuzungsbarriere dar.

Résumé et conclusion

Les relations de parenté entre le groupe de *Ranunculus polyanthemos* L. et d'autres espèces de *Ranunculus* morphologiquement semblables sont examinées. Les plantes des espèces suivantes étaient à disposition: groupe *acris* (*R. acris* L. s. str., *R. Friesianus* Jord.), groupe *bulbosus* (*R. bulbosus* L. s. str., *R. neapolitanus* Ten.) et *R. repens* L.

Résultats des examens cytologiques:

- 1) Le nombre chromosomique de base des espèces du groupe *acris* est $x = 7$ tandis que celui du groupe *polyanthemos* est $x = 8$.
- 2) Pour *R. repens* et les espèces du groupe *bulbosus* ainsi que celles du groupe *polyanthemos* le nombre chromosomique de base est $x = 8$.
- 3) Les espèces du groupe *bulbosus* et celles du groupe *polyanthemos* sont diploïdes ($2n = 16$).
- 4) *R. repens* est tétraploïde ($2n = 32$).

Les essais de croisements montrent que:

- 1) Les espèces du groupe *acris* ne se croisent pas avec celles du groupe *polyanthemos*. Ces groupes n'ont aucun lien de parenté.
- 2) Les espèces du groupe *bulbosus* peuvent être croisées avec celles du groupe *polyanthemos*. Seulement quelques fruits germaient; beaucoup d'hybrides restaient stériles; ceux qui fleurissaient avaient une fertilité réduite et mouraient après la première période de floraison. Il existe une certaine affinité génétique entre les deux groupes.
- 3) Avec des conditions spéciales (gamètes non-réduits) on peut croiser les espèces du groupe *polyanthemos* avec les *R. repens* tétraploïdes. L'hybride tétraploïde obtenu était d'une fertilité réduite mais très vital. Les différents degrés de ploidie représentent une forte barrière de croisement.

(Traduit par R. Poity et B. Widler)

Ich möchte Herrn Prof. Dr. Hans E. Hess danken für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Danken möchte ich auch Herrn Stanislav Kříž für die technische Unterstützung bei der Herstellung der Photographien am Labor für Elektronenmikroskopie I der ETH Zürich.

6. Literaturverzeichnis

- Alexandrova T.V. 1967. Karyogeographical characterisation of some Caucasian species of *Ranunculus*. Bot. Zhur. 52: 42-45.
- Baltisberger M. 1980. Die Artengruppe des *Ranunculus polyanthemos* L. in Europa. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 90: 134-188.
- und Müller M. 1981. Vergleichende cytotaxonomische Untersuchungen an *Ranunculus se-guieri* und der Artengruppe des *R. alpestris* (Ranunculaceae). Plant Syst. Evol. 138: 47-60.
- Böcher T. W. 1938. Cytological studies in the genus *Ranunculus*. Dansk Bot. Ark. 9 (4): 1-33.
- Brügger C.G. 1878-1880. Wildwachsende Pflanzenbastarde in der Schweiz und deren Nachbarschaft. Jahresber. d. Naturf. Ges. Graubündens XXIII-XXIV, 47-123.
- Bruun H.G. 1932. Cytological studies in *Primula*. Symb. Bot. Upsal. 1: 1-239.
- Coles S.M. 1977. *Ranunculus repens* L. in Europa. Watsonia 11: 353-366.
- Dahlgren R. et al. 1971. Studies on the flora of the Balearic islands.I. Bot. Not. 124: 249-269.
- De Barros Neves J. 1944. Contribuição para o estudo cário-sistemático das espécies portuguesas do género *Ranunculus* L. Diss. Univ. Coimbra, 200 S.
- 1950. Sobre a cariologia de algumas espécies de *Ranunculus* L. e de *Ornithogalum* L. da flora do Gerês. Agron. Lusit. 12: 601-610.
- Delay J. 1968. Halophytes.II. Inf. Ann. Caryosyst. et Cytogénét. 2: 17-22.
- Dyer A.F. 1963. The use of lacto-propionic orcein in rapid squash methods for chromosome preparations. Stain Techn. 38: 85-90.
- Freyen J. 1889. Beiträge zur Kenntnis einiger Arten der Gattung *Ranunculus*.III. Über hybride Ranunkeln. Prag, 18 S.

- Gadella T.W.J. and Kliphuis E. 1966. Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. II. Kon. Ned. Akad. Proc. Ser. C, 69: 541-556.
- 1968. Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. IV. Kon. Ned. Akad. Proc. Ser. C, 71: 168-183.
- Goepfert D. 1974. Karyotypes and DNA content in species of *Ranunculus* L. and related genera. Bot. Not. 127: 464-489.
- Gregson N.M. 1965. Chromosome morphology and cytogenetics in the genus *Ranunculus* L. Ph. D. Thesis, Univ. Liverpool, 349 S.
- Guinochet M. et Logeois A. 1962. Premières prospections caryologiques dans la flore des Alpes maritimes. Rev. Cytol. Biol. Vég. 25: 465-479.
- Hara H. and Kurosawa S. 1956. Cytotaxonomical notes on the *Ranunculus acris* group in Japan. Bot. Mag. (Tokyo) 69: 345-352.
- Hess H. 1953. [*Ranunculus acer* L. × *Ranunculus Steveni* Andrs.] H. Hess, ein neuer Bastard aus dem St. Galler Rheintale. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 63: 267-270.
- 1955. Systematische und zytogenetische Untersuchungen an einigen *Ranunculus*-Arten aus der *Nemorosus*-Gruppe. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 65: 272-301.
- Hocquette M. 1922. Observations sur le nombre des chromosomes chez quelques Renonculacées. C. R. Soc. Biol. France 87: 1301-1303.
- Kurita M. 1958. Chromosome studies in *Ranunculaceae*. X. Rep. Biol. Inst. Ehime Univ. No. 6,9-16. (zit. nach: Cave M.S. (ed.); Index to plant chromosome numbers for 1959; number 4; University of California, Berkeley)
- Kuzmanov B.A. and Kozuharov S.I. 1969. Chromosome numbers of flowering plants in Bulgaria. 2. Izv. Bot. Inst. (Sofia) 19: 109-115.
- Landolt E. 1954. Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* Willd. in den Alpen und im Jura. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 64: 9-83.
- Langlet O. 1927. Beiträge zur Zytologie der Ranunculazeen. Sv. Bot. Tidskr. 21: 1-17.
- Larter L.N.H. 1932. Chromosome variation and behaviour in *Ranunculus* L. J. of Genet. 26: 255-283.
- Löve A. 1968. IOPB chromosome number reports XVI. Taxon 17: 199-204.
- 1971. IOPB chromosome number reports XXXIV. Taxon 20: 785-797.
- 1972. IOPB chromosome number reports XXXV. Taxon 21: 161-166.
- 1974. IOPB chromosome number reports XLIII. Taxon 23: 193-196.
- 1978. IOPB chromosome number reports LIX. Taxon 27: 53-61.
- 1980. IOPB chromosome number reports LXIX. Taxon 29: 703-730.
- and Kjellqvist E. 1974. Cytotaxonomy of Spanish plants. III. Dicotyledons: *Salicaceae-Rosaceae*. Lagascalia 4: 3-32.
- and Löve D. 1948. Chromosome numbers of northern plant species. Reykjavik, 131 S.
- 1956. Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic flora. Acta Hort. Gotob. 20: 65-290.
- Majovsky J. et al. 1974. Index of chromosome numbers of Slovakian flora. Part. 4. Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comenianae Bot. 23: 1-23.
- Marchal E. 1920. Recherches sur les variations numériques des chromosomes dans la série végétale. Mém. Acad. Roy. Belg. II, Cl. IV, 8: 1-108.
- Marchi P. 1971. Numeri cromosomici per la Flora Italiana: 57-66. Inf. Bot. Ital. 3: 124-138.
- Matsuura H. and Suto T. 1935. Contributions to the idiogram study in phanerogamous plants. I. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 5, Bot. 5: 33-75.
- Pervova A. et al. 1971. On the polyploidy of *Ranunculus repens* L. Ukrainsk. Bot. Zurn. 28: 37-41.
- Polya L. 1949. Chromosome numbers of some Hungarian plants. Acta Geobot. Hung. 6: 124-137.
- Rohweder H. 1937. Versuch zur Erfassung der mengenmäßigen Bedeckung des Darß und Zingst mit polyploiden Pflanzen. Planta 27: 501-549.
- Roy S.C. and Sharma A.K. 1971. Cytotaxonomic studies on Indian *Ranunculaceae*. Nucleus 14: 132-143.
- Rutishauser A. und Hunziker H. R. 1950. Untersuchungen über die Zytologie des Endosperms. Arch. Julius-Klaus-Stiftg. Vererbg. f. 25:477-483.
- Schmalhausen J. 1875. Beobachtungen über wildwachsende Pflanzenbastarde. Bot. Zeitung 33: 489-496, 505-508, 521-534, 541-546.

- Schmalhausen J. 1875a. Aufzählung der im Gouvernement von St. Petersburg vorkommenden Bastard- und Zwischenformen. Bot. Zeitung 33: 537-540, 553-560, 569-578.
- Skalińska M. et al. 1961. Further additions to chromosome numbers of Polish angiosperms. Acta Soc. Bot. Polon. 30: 463-489.
- Sokolovskaya A. P. 1960. Geographical distribution of polyploid species of plants. Vest. Leningr. Univ. S. Biol. 21: 42-58.
- 1963. Geographical distribution of polyploidy in plants. Vest. Leningr. Univ. S. Biol. 15: 38-52.
 - 1966. Geographical spreading of polyploid sorts of plants. Vest. Leningr. Univ. S. Biol. 3: 92-106.
 - 1968. A karyological investigation of the flora of the Koriakian land. Bot. Zhur. 53: 99-105.
 - 1970. Karyological investigation of the flora in the region of the river Ussa (Komi ASSR). Vest. Leningr. Univ. S. Biol. 9: 106-114.
 - and Strelkova O.S. 1960. The geographical distribution of the polyploid plant species in the Eurasian Arctic. Bot. Zhur. 45: 369-381.
- Sorsa V. 1962. Chromosomenzahlen finnischer Kormophyten.I. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV. Biol. 58: 1-14.
- 1963. Chromosomenzahlen finnischer Kormophyten.II. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV. Biol. 68: 1-14.
- Taylor R.L. and Mulligan G.A. 1968. Flora of the Queen Charlotte Islands. Queens Printer, Ottawa, 148 S.
- Tischler G. 1935. Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen. Bot. Jahrb. 67: 1-36.
- 1937. Die Halligenflora der Nordsee im Lichte cytologischer Forschung. Cytologia, Fujii Jubiläumsband, 162-170.
 - 1950. Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. S'Gravenhage, W. Junk, 263 S.
- Tomaszewski A. 1959. Cytological studies in four species of the genus *Ranunculus* L. Acta Soc. Bot. Polon. 28: 695-704.
- Tornadore N. e Garbari F. 1970. Numeri cromosomici per la Flora Italiana: 3-5. Inf. Bot. Ital. 2: 76-78.
- Tutin T. G. et al. 1964. Flora europea. Vol. 1: *Lycopodiaceae* to *Platanaceae*. University Press, Cambridge, 464 S.
- Van Loon J.C. et al. 1971. Cytological studies in some flowering plants from southern France. Acta Bot. Neerl. 20: 157-166.

Dr. Matthias Baltisberger
 Geobotanisches Institut
 Eidg. Technische Hochschule
 Universitätsstrasse 2
 CH-8092 Zürich