

Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg	115	73-108	Berlin 1980
-----------------------------------	-----	--------	-------------

RANUNCULUS FICARIA L. (RANUNCULACEAE) in BERLIN.
ZUR KARYOLOGIE UND MORPHOLOGIE EINER KRITISCHEN SIPPE

Roland Künzel¹⁾

Mit 7 Tabellen und 16 Abbildungen

1) Von der Redaktion überarbeitete Fassung.

Inhalt

	Seite
1. Einführung	75
1.1 Forschungsstand	75
1.2 Problemstellung	77
1.3 Standorte	78
1.4 Material und Methoden	80
2. Karyologischer Teil	81
2.1 Somatischer Chromosomensatz	81
2.2 Meiosen	84
2.3 Pollenbildung und ihre Störungen	86
2.4 Fruchtansatz	89
3. Morphologischer Teil	92
3.1 Wurzelmodifikationen	92
3.2 Blattachselbulbillen	93
3.3 Laubblattform	94
3.4 Kelchblattzahl	95
3.5 Kronblätter: Größe, Form, Überlappungsgrad	96
3.6 Kronblattzahl	97
3.7 Staub- und Fruchtblattzahl	99
3.8 Weitere Beobachtungen	101
4. Diskussion	102
5. Zusammenfassung	106
6. Literatur	107

1. Einführung

Der vorliegende Aufsatz geht auf meine Staatsexamensarbeit von 1978 zurück. Nach dem unerwarteten Tod Prof. Damboldts hat Dr. Melzheimer die weitere Betreuung übernommen und sich auch für die Veröffentlichung eingesetzt. Ihm sowie den hilfsbereiten Mitarbeitern des Institutes für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin sei an dieser Stelle herzlicher Dank gesagt.

1.1 Forschungsstand

Ranunculus ficaria L. (Scharbockskraut) kommt in Europa, Nordafrika, Vorderasien und - durch Einschleppung - in Nordamerika vor. Innerhalb dieses großen Verbreitungsgebietes gliedert es sich in mehrere Unterarten sowie eine Fülle von Varietäten, die bisher weder zahlenmäßig noch taxonomisch ausreichend erfaßt sind. Über den Rang der Unterarten existieren widersprüchliche Ansichten (LAEGAARD 1966). Es wurde sogar die Frage diskutiert, ob *Ranunculus ficaria* L. überhaupt zur Gattung Hahnenfuß gehört, oder ob es als *Ficaria verna* (HUDSON) in eine eigene Gattung einzuordnen sei. Der Gebrauch beider Synonyme in der neueren Literatur deutet darauf hin, daß man heute wieder mehr dazu neigt, die Sippe zu *Ranunculus* zu stellen.

Die Unterarten und Varietäten unterscheiden sich in einer Vielzahl von Merkmalen, wodurch die Abgrenzung und Einordnung außerordentlich erschwert wird. So finden wir Abweichungen u.a. in folgenden Punkten:

- Chromosomenzahl
- Pollenfertilität
- Fortpflanzungsverhältnisse (Samen, Bulbillen)
- Wuchsform
- Blütengröße
- Form und Anzahl der Blütenorgane
- Standortverhältnisse.

Die einzelnen Sippen differieren also in morphologischer, cytologischer und - wenn auch in geringerem Ausmaß - ökologischer Hinsicht, wobei es scheint, daß in den meisten Fällen keine dieser Merkmalsgruppen an die andere gekoppelt ist.

Auch die Annahme, einzelne Unterarten ließen sich durch morphologische Merkmale voneinander abgrenzen (MARSDEN-JONES

1935), erwies sich als irrig. Die Arbeit von HEYWOOD & WALKER (1961) zeigte eindeutig, daß es auch zwischen zwei Unterarten einen weiten Überschneidungsbereich von Merkmalen gibt, die in der älteren Literatur noch zur systematischen Einordnung benutzt wurden.

Um einen praktischen Einblick in die aufgezeigte Problematik zu geben, soll im folgenden - leicht gekürzt - die Beschreibung von *Ranunculus ficaria* erfolgen, wie sie in der 'Flora Europaea' (TUTIN 1964) wiedergegeben ist:

Ranunculus ficaria L. (*Ficaria verna* HUDSON, *Ficaria ranunculoides* ROTH).

Mehrjährig, 5-30 cm. Einige Wurzeln faserig, andere bilden spindelförmige Knöllchen. Blätter breit, ei-/herzförmig, stumpfwinklig, flach gekerbt, selten gezähnt. Blüten 15-50 mm im Durchmesser. Blütenachse fein behaart. 3 Sepalen. 8-12 eiförmige Nektarblätter. Nüßchen 2,5 mm, eiförmig, gekielt, leicht behaart, sehr kleiner Schnabel.

(a) Ssp. *calthifolius* (REICHENBACH) ARCANGELI.

Pflanze klein, Stengel zur Blütezeit sehr kurz. Blätter gedrängt in einer Rosette stehend. Basale Einbuchtung der Blätter schmal. Sepalen laubblattartig. Mittel-Ost-Europa.

(b) Ssp. *bulbifer* LAWALREE.

Pflanze bis 30 cm, schlanker Wuchs. Blätter nicht rosettig, basale Einbuchtung meist weit. In den Blattachsen Bulbillen. Blüten bis 20 mm Durchmesser. Sepalen laubblattartig. Nüßchen meist steril, flaumig behaart. $2n=32$. Weit verbreitet.

(c) Ssp. *ficaria*.

Wie ssp. (b), aber Pflanze stämmiger. Keine Bulbillen. Blüten 20-30 mm im Durchmesser. Gut entwickelte Nüßchen. $2n=16$.

Westeuropa.

(d) Ssp. *ficariiformis* ROUY & FOUC.

Pflanze sehr robust. Sepalen gelblich-weiß. Blüten 30-50 mm Durchmesser. Nüßchen fein behaart. Südeuropa.

Zu erwähnen ist, daß zwischen einigen Unterarten Hybride existieren. Anhand dieser Tatsache und obiger Aufstellung, die die tatsächliche Variabilität der Unterarten nicht berücksichtigen kann, wird klar, daß es nicht einfach ist, die einzelnen Subspecies voneinander abzugrenzen, vor allem nur unter Berücksichtigung morphologischer Merkmale.

Es ist leicht zu ermessen, wie kompliziert sich das Arbeiten mit den zahlreichen Varietäten gestaltet, wenn schon die Bestimmung der Unterarten auf Schwierigkeiten stößt. SOO & BORHIDI (1966) stellen für den ungarischen Raum allein 12 Varietäten der ssp. *bulbifer* fest. Gerade die Variabilität dieser in Deutschland gemeinen Unterart ist von besonderem Interesse und gibt noch viele Rätsel auf. Es ist nachgewiesen, daß die tetraploide ssp. *bulbifer* in hohem Maße steril ist und sich fast ausschließlich durch die sowohl an den Wurzeln als auch in den Blattachsen erzeugten Bulbillen ungeschlechtlich fortpflanzt. Dies ist an sich für eine polyploide Pflanze noch keine außergewöhnliche Tatsache (GOTTSCALK 1976). Was jedoch erstaunt, ist die große Merkmalsvariabilität der ssp. *bulbifer*, die derjenigen in den diploiden und sich vorwiegend sexuell fortpflanzenden Unterarten *ficaria* und *calthifolius* in nichts nachsteht. Eigentlich müßte man bei einer polyploiden, fast sterilen Pflanze genau das Gegenteil erwarten, nämlich ein hohes Maß an Merkmalskonstanz, da eine Neukombination von Genen und damit Merkmalen nur zu einem geringen Grad stattfindet. Dieser offenkundige Widerspruch hat zu zahlreichen Hypothesen geführt. Er weist auf die Problematik der untersuchten Species und umreißt den Gegenstand, mit dem sich die aktuelle Forschung an *Ranunculus ficaria* beschäftigt (POGAN & WCISKO 1975b).

1.2 Problemstellung

Nachdem die Variabilität von *Ranunculus ficaria* bisher vorwiegend großräumig untersucht wurde (z.B. England, Irland: GILL u.a. 1972, Tschechoslowakei: VESELA 1969), erschien es interessant, diesem Phänomen einmal in einem kleinen, ökologisch jedoch vielgliedrigen Gebiet nachzugehen. Hierfür bietet eine Großstadt wie Berlin gute Möglichkeiten. Es sollten Pflanzen von 8 verschiedenen Standorten untersucht und miteinander verglichen werden. Die Untersuchungsfelder waren:

1. Karyologischer Aspekt: - Feststellung der somatischen Chromosomenzahl
 - Meiosen in Pollenmutterzellen
 - Pollenentwicklungsstörungen
 - Fruchtausatz.
2. Morphologischer Aspekt: - Wurzelmorphologie

- Vorkommen von Bulbillen
- Laubblattform
- Zahl der Kelchblätter
- Blütengröße, Anzahl und Form der Kronblätter
- Anzahl der Staubblätter und Stempel.

Der Punkt 'Fruchtansatz' nimmt eine Mittelstellung zwischen beiden Aspekten ein. Bei der Untersuchung war nicht nur die Variabilität zwischen verschiedenen Sippen, sondern auch innerhalb der Population zu beachten. Um dabei eine isolierte Betrachtung der Berliner Ergebnisse zu vermeiden, sollten für die wichtigsten Merkmale einige weiter entfernte Standorte in die Untersuchung einbezogen und außerdem Literaturwerte berücksichtigt werden. In der Diskussion war auf die Frage einzugehen, inwieweit die untersuchten Berliner *Ranunculus ficaria*-Sippen als genetisch fixierte Klone gelten können und welche Merkmale möglicherweise aus Umwelteinflüssen resultieren. Dabei war trotz des regionalen Charakters der Untersuchung die Gesamtproblematik der Species *Ranunculus ficaria* nicht zu vernachlässigen.

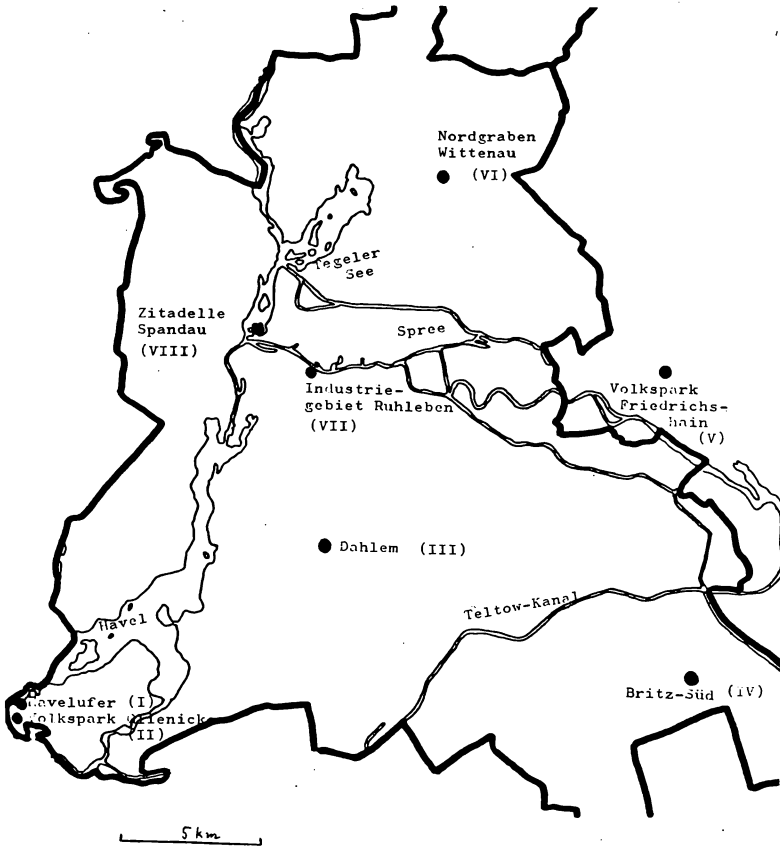
1.3 Standorte

- Unter dem Aspekt der ökologischen Vielfalt wurden nach zahlreichen Begehungen folgende Standorte ausgewählt (Karte 1 und 2):
- I Havelufer zwischen Glienicker Brücke und ehemaliger Anlegestelle der Sakrower Fähre. Bestand wächst auch im Trittbereich des vielbegangenen Uferweges, z.T. als einzige Pflanze, die sich unter diesen extremen Bedingungen halten kann.
 - II Volkspark Glienicke. Begrenzung: Havelhöhen, Böttcherberg, nördlich bis zum Gärtnerhaus. Bestand verstreut, wahrscheinlich zahlreiche Klone. I und II werden weniger aus räumlichen als aus ökologischen Gründen als getrennte Standorte behandelt.
 - III Dahlem. Parkanlage Ecke Königin-Luise-Straße/Arnimallee (Bushaltestelle). Bestand nur wenige m² groß.
 - IV Britz-Süd, Grünanlage an der Fritz-Erler-Allee. Bestand geschützt im Unterholz einer Baumgruppe, etwa 4 m².
 - V Volkspark Friedrichshain. 2 nahe benachbarte Bestände von wenigen m² Größe (Gebüsch und Rodelbahn Nähe Eingang Friedenstraße).

- VI Nordgraben zwischen Oranienburger Straße und Eichborndamm. Bestand zerstreut direkt am Wasser, nicht auf der Uferböschung.
 - VII Ruhleben, Spreeufer unterhalb der Müllverbrennungsanlage, nordöstlich des Klärwerks. Kleinster untersuchter Bestand, ca. 0,5 m².
 - VIII Zitadelle Spandau. Uferböschung und Parkanlage am Abfanggraben. Ausgedehnter Bestand.
- Die Vergleichsstandorte:
- B Bremen, Bürgerpark. Ruhiger Parkstandort, wenig begangenes Gelände.
 - E Ehlscheid/Westerwald. Talaue am Laubach. z.T. als Viehweide genutzt.
 - H Herrnhut/Oberlausitz. Waldrand am Petersbachtal.



Karte 1: Lage der untersuchten Standorte.



Karte 2: Lage der Berliner Standorte.

1.4 Material und Methoden

Es wurden im Frühjahr von jedem Standort 10 Pflanzen ausgegraben und im Gewächshaus kultiviert. Dort wuchsen die Pflanzen sehr gut an und entwickelten schon nach wenigen Wochen einen deutlichen Wachstumsvorsprung den wildwachsenden Exemplaren gegenüber, was sich u.a. in einem früheren Blühbeginn äußerte. Das Kulturmaterial von den Berliner Standorten wurde hauptsächlich zur Feststellung der somatischen Chromosomenzahl und Untersuchung des Fruchtansatzes unter Gewächshausbedingungen benutzt. Für alle übrigen Untersuchungen wurde Wildmaterial verwendet, um die Variabilität der einzelnen Populationen besser erfassen zu können. Das war bei den weit entfernten west- und ostdeutschen Vergleichspopulationen nicht möglich, hier mußte größtenteils

auf das Kulturmateriel zurückgegriffen werden.

Die Feststellung der somatischen Chromosomenzahl erfolgte an Mitose-Metaphasen in Wurzelspitzen. Diese wurden jeweils am frühen Morgen abgenommen und in einer wässrigen Lösung aus 0,3 % Colchicin und 0,002 m Oxichinolin fünf Stunden lang im Kühlschrank aufbewahrt. Zur Fixierung wurde ein Gemisch von Äthanol und Eisessig (3:1) sowie einem Tropfen Chloroform benutzt. Nach 24 Stunden wurden die Wurzelspitzen in 1n Salzsäure überführt und 15 Minuten bei 60° C im Thermostaten aufbewahrt. Anschließend wurde in Aqua dest. gewaschen und in Feulgen-Lösung überführt. Zur mikroskopischen Beobachtung wurden die Wurzelspitzen auf dem Objektträger mit Karminessigsäure versetzt, kurz aufgekocht und mit einem Deckgläschen vorsichtig gequetscht. Die Chromosomen und Kerne waren in den meisten Fällen gut sichtbar, vor allem bei Benutzung eines Grünfilters.

Zur Meioseuntersuchung wurden junge Blütenknospen in Äthanol-Eisessig (3:1) fixiert. Die noch weißlich-durchsichtigen Antheren wurden vorsichtig herauspräpariert, die Behandlung auf dem Objektträger erfolgte wie bei den Wurzelspitzen. Die Pollenkörner wurden ebenfalls mit Karminessigsäure angefärbt.

Sowohl von den Wurzelspitzenmitosen als auch von den einzelnen Meiosestadien wurden zahlreiche Dauerpräparate nach der Trockeneismethode angefertigt. Die mikroskopischen Zeichnungen wurden mit einem Zeiss-Mikroskop mit Zeicheneinrichtung gemacht, die Mikrofotos mit einer Zeiss-Kamera aufgenommen.

2. Karyologischer Teil

2.1 Somatischer Chromosomensatz

Vor allem in Gebieten, in denen nebeneinander diploide und tetraploide sowie triploide Hybridpopulationen vorkommen (Polen, England, Irland, Frankreich), ist bei einer taxonomischen Untersuchung von *Ranunculus ficaria* die genaue Feststellung der somatischen Chromosomenzahl unerlässlich, um Fehlbestimmungen, wie von HEYWOOD & WALKER (1961) beschrieben, von vornherein auszuschließen. Das bedeutet jedoch nicht, daß der karyologische Aspekt in Gegenden, in denen wahrscheinlich nur eine Unterart vorkommt (z.B. Deutschland) unwichtig ist. So ist die geographische Verbreitung der einzelnen Unterarten noch nicht vollständig geklärt, was auch teilweise widersprüchliche bzw. ungenaue Ver-

breitungsangaben in einzelnen Florenwerken und Veröffentlichungen bezeugen (TUTIN 1964, HEGI 1965/74, PERJE 1952). LAEGAARD (1966) entdeckte in Dänemark eine kleine Population der diploiden ssp. *ficaria*, obwohl deren Hauptverbreitungsgebiet in nordwestlicher Richtung nur bis England und den Beneluxländern beschrieben ist, während sie im dazwischen liegenden Norddeutschland nach bisherigem Wissensstand überhaupt nicht vorkommt.

Mit einem ähnlichen Fragezeichen ist für den südostdeutschen Raum das Vorkommen der ebenfalls diploiden ssp. *calthifolius* zu versehen. Diese ist in der Tschechoslowakei, nach TUTIN (1964) auch in Österreich, nachgewiesen und erreicht ihre wahrscheinliche Nordwestgrenze bei Breslau (POGAN & WCISKO 1973). Das schließt jedoch nicht aus, daß sich vereinzelte *calthifolius*-Populationen auch in Sachsen und Bayern befinden. Es bliebe also zumindest unsicher, ginge man in Deutschland bei Untersuchungen an *Ranunculus ficaria* gleich von der tetraploiden ssp. *bulbifer* aus; auch in Anbetracht der Tatsache, daß Verbreitungsangaben und karyologische Daten im Gegensatz zu anderen Ländern noch recht spärlich sind. Die Untersuchung des somatischen Chromosomensatzes scheint aber auch noch aus anderen Gründen geboten:

1. Unterschiede im Karyotyp einzelner Sippen: MARCHANT & BRIGHTON (1971) stellten bei mehreren räumlich weit voneinander entfernten Populationen in England fest, daß eines der 4 homologen Satelliten-Chromosomen anstelle des Satelliten einen stark verlängerten Chromosomenarm besaß und daß diese Erscheinung offensichtlich im Genotyp der entsprechenden tetraploiden Pflanzen verankert ist.
2. Endomitotische Polyploidisierung in den Wurzelspitzen: LARTER (1932) stellte dieses Phänomen häufig bei diploiden Exemplaren von *Ranunculus ficaria* fest, die somit tetraploid erschienen. Diese Tatsache gibt einen Hinweis darauf, daß die isolierte Betrachtung karyologischer Merkmale beim systematischen Arbeiten mit *Ranunculus ficaria* genauso unzulänglich ist wie eine Überbetonung der Morphologie.
3. Reduktion des tetraploiden Chromosomensatzes von $4n$ auf $3n$: GREEN & THOMAS (1961) entdeckten triploide Chromosomensätze vereinzelt in Bulbillen tetraploider *Ranunculus ficaria*-Exemplare. Diese Erscheinung sollte beim exakten Bestimmen triploider Hybridpopulationen beachtet werden.

4. B-Chromosomen: diese wurden bisher in unterschiedlicher Anzahl (1-8) nur bei den diploiden ssp. *ficaria* (MARCHANT & BRIGHTON 1974) und *calthifolius* (POGAN & WCISKO 1974) gefunden, nicht jedoch in der tetraploiden ssp. *bulbifer* und in triploiden Hybridpopulationen. Dieses wirft für die Frage nach dem möglichen Ursprung der ssp. *bulbifer* aus einer diploiden Grundform große Probleme auf.

Da im vorliegenden Fall von jeder Population bis zu 15 Wurzelspitzen untersucht wurden, konnte für jeden Bestand einwandfrei die somatische Chromosomenzahl ermittelt werden. Demnach sind die Pflanzen aller 11 Standorte eindeutig tetraploid, d.h. sie besitzen alle $2n = 32$ Chromosomen (Abb. 1 und 2). In keiner der untersuchten Metaphasen tauchten B-Chromosomen auf; auch waren keine abnorm verlängerten Chromosomenarme (anstelle der Satelliten) zu beobachten.

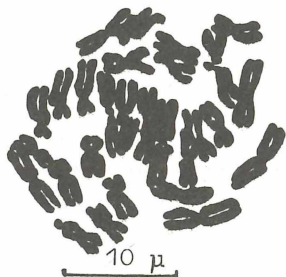


Abbildung 1:

Ranunculus ficaria L. Wurzelspitzenmitose.
Somatischer Chromosomensatz $2n = 32$.
Standort VIII.

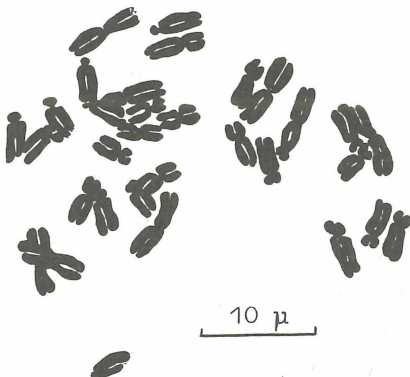


Abbildung 2:

Ranunculus ficaria L. Wurzelspitzenmitose.
Somatischer Chromosomensatz $2n = 32$.
Standort B.

Zum Studium von Mitosestörungen der oben beschriebenen Art scheinen Ana- und Telophasen am geeignetsten zu sein, da hier 'liegendegebliebene' Chromosomen (Laggards) bzw. Chromosomenbruchstücke am besten zu erkennen sind. Tatsächlich wurde in einer Wurzelspitzenzelle eine solche Störung entdeckt. Deutlich sind am Zelläquator zurückgebliebene Chromosomen zu sehen; die beiden 'neuen' Chromosomensätze sind möglicherweise nicht mehr vollständig tetraploid.



Abbildung 3:

Ranunculus ficaria L. Mitosestörung in einer Wurzelspitzenzelle (Laggards, Pfeil).

2.2 Meiosen

Die Vorgänge bei der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen und das Verhältnis von fertilem zu sterilem Pollen stehen in engem Zusammenhang. Der Übersichtlichkeit halber wird beides in zwei getrennten Abschnitten behandelt.

PERJE (1952) stellte bei der Untersuchung tetraploider *Ranunculus ficaria*-Pflanzen in Schweden folgende Störungen des Meioseablaufs fest:

1. Bereits die Pollenmutterzellen enthalten zusätzlich zum Kern noch Chromatinmaterial aus vorhergehenden Teilungen.
2. Während der Reduktionsteilung (Meiose I) treten Chromosomenbruchstücke auf, bzw. ganze Chromosomen bleiben als sog. Laggards zurück.
3. Es werden Chromosomenbrücken gebildet.

Die aus dem Chromosomenverband herausgelösten Einzelchromosomen werden zumindest teilweise in der Meiose II nicht eliminiert, sondern bilden eigenständige Zwergkerne.

Für die Untersuchung des Meioseablaufes (nur an den Berliner Populationen) wurden junge Blütenknospen verwendet. Knospen, die größer als 1,5 mm waren, wiesen in ihren Antheren bereits

Tetraden oder sogar schon fertigen Pollen auf, während kleinere Knospen (unter 1,2 mm) ein undifferenziertes Bild boten. In manchen waren noch nicht einmal die Pollenmutterzellen zu erkennen. Die Zahl der geeigneten Knospen schrumpfte so auf ein Minimum zusammen. Da die Ausgangsmenge jedoch relativ hoch gewählt war (über 200 Stück), ließen sich mehrere interessante Meiosestadien finden. Aufgrund der geringen Zahl brauchbarer Objekte waren die Meioseuntersuchungen nicht für jeden Standort separat durchführbar; daß sie trotzdem für alle Standorte relevant sind, zeigen die überall - auch in den Vergleichspopulationen - beobachteten u.g. Pollenentwicklungsstörungen.

Die Untersuchung der Pro- und Metaphasen erbrachte noch keinen Hinweis auf Störungen des Meioseablaufs. Hingegen waren in Ana- und Telophasen (Meiose I) Störungen zu beobachten:

1. Chromosomen(-bruchstücke), die isoliert im Plasma liegen, was möglicherweise unvollständige haploide Chromosomensätze zur Folge hat (Abb. 4).
2. Chromosomenbrücken (Abb. 5).

Eine Quantifizierung der Störungen anhand des untersuchten Materials ist schwierig; der beobachtete Anteil von eindeutigen Meioseirregularitäten lag jedoch weit über 10 %.



Abbildung 4:

Ranunculus ficaria L. Pollenmutterzellenmeiose, Telophasestörung.

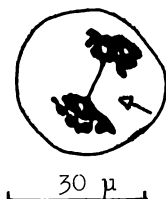


Abbildung 5:

Ranunculus ficaria L. Pollenmutterzellenmeiose, Bildung einer Chromosomenbrücke (Pfeil).

2.3 Pollenbildung und ihre Störungen

PERJE (1952) gelang es, die Bildung gestörten Pollens vom Auftreten der ersten 'Laggards' an zu beobachten und damit den Zusammenhang Meiosestörung - Pollenentwicklungsstörung zu belegen. Letztere äußern sich bei *Ranunculus ficaria* auf zweifache Weise:

1. Bildung von Zwergpollenkörnern, die aus den erwähnten Zwergkernen entstehen.
 2. Bildung normal großer, aber kernloser Pollenkörner.
- Dabei muß darauf hingewiesen werden, daß auch die Zwergpollenkörner sich nur schlecht oder gar nicht anfärben ließen.

PERJE vermutet als Grund hierfür eine Zerstörung oder Beschädigung des anfärbbaren genetischen Materials durch intrazelluläre Protolyseenzyme, welche die durch Meiosestörungen gebildeten unvollständigen Kerne angreifen.

Der Anteil an gestörtem Pollen ist bei den ssp. *ficaria* und *calthifolius* am geringsten, bei ssp. *bulbifer* beträgt er - regional verschieden - zwischen 2 (POGAN & WCISŁO 1974) und 82 % (MARCHANT & BRIGHTON 1974). Der Literaturdurchschnitt liegt für *bulbifer* bei rund 50 %. Aufgrund der regionalen Schwankungen und eines nicht zu vernachlässigenden Überlappungsbereiches der Pollensterilitätswerte sind diese als Unterscheidungsmerkmal zwischen diploiden und tetraploiden Sippen nur von untergeordneter Bedeutung, können aber trotzdem für einzelne Populationen charakteristisch und somit von taxonomischem Wert sein. Die Ursache für die Pollensterilitätsrate, welche bei ssp. *bulbifer* recht hoch ist, sind bisher nur ungenügend geklärt.

PERJE (1952) stellt heraus, daß *Ranunculus ficaria* als zeitiger Frühljahrsblüher häufig Nachtfrösten ausgesetzt ist und Kälte Zellteilungsstörungen hervorrufen kann. Das erklärt allerdings nicht die Pollensterilität von Pflanzen, die unter klimatisch begünstigten Bedingungen (z.B. Irland) oder in Gewächshäusern wachsen. MARCHANT & BRIGHTON (1974) diskutieren einen Zusammenhang Pollensterilität - Blattachselbulbillenentwicklung. Diese Möglichkeit kann aber nur für den Pollen zutreffen, der nach der relativ spät einsetzenden Bulbillenentwicklung gebildet wird. Die Autoren stellten weiterhin fest, daß die höchste Pollensterilitätsrate bei triploiden Hybridpopulationen von ssp. *ficaria* und *bulbifer* auftritt (über 80 %). Das läßt vermuten, daß auch gene-

tische Faktoren die Pollenentwicklungsstörungen bewirken. Inwieweit auch postmeiotische Vorgänge eine Rolle spielen, ist nicht genau geklärt.

- Während bei der vorliegenden Untersuchung in der Meiose II keine Irregularitäten entdeckt werden konnten, traten im Tetradenstadium Pollenentwicklungsstörungen auf. Es wurden beobachtet:
1. Pollen'tetraden', die leer waren oder nur einen anfärbbaren Kern enthielten (Abb. 6).
 2. Pollenpentaden (Abb. 7).

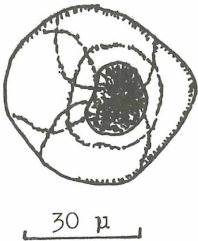


Abbildung 6:

Ranunculus ficaria L. Pollentetrad
mit nur einem fertilen Kern.

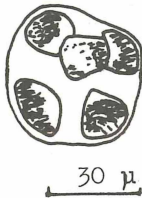


Abbildung 7:

Ranunculus ficaria L. Pollenpentade
mit nur schwach färbbarem 5. Kern.

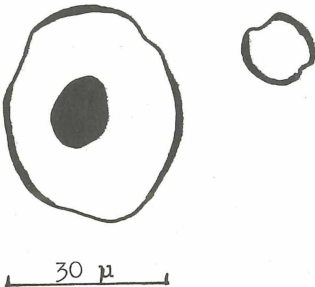


Abbildung 7a:

Ranunculus ficaria L. Fertiles Pollenkorn normaler Größe und Färbbarkeit des Kerns sowie steriles Zwergpollenkorn.

Die quantitative Untersuchung der Pollenfertilität (Tab. 1) gestattete endlich, für jeden Standort einen Rückschluß auf die Häufigkeit von Meiosestörungen und andere die Pollenbildung be-

einflussende Faktoren zu ziehen sowie diese Ergebnisse miteinander zu vergleichen. Die Karminessigsäurefärbung ließ die Kerne - falls vorhanden - deutlich hervortreten, so daß steriler und fertiler Pollen eindeutig unterschieden werden konnten.

Tabelle 1: Pollenverhältnisse in den untersuchten Populationen von *Ranunculus ficaria* L. (%).

Population	Anzahl untersuchter Pollenkörner	fertil	steril	
			Normalgröße	Zwergp.
I	440 (100)	126 (28,6)	283 (64,2)	31 (7,2)
II	444 (100)	152 (34,2)	276 (62,2)	16 (3,6)
III	537 (100)	106 (19,8)	420 (78,1)	11 (2,1)
IV	311 (100)	84 (27,0)	204 (65,6)	23 (7,4)
V	445 (100)	135 (30,4)	293 (65,9)	17 (3,7)
VI	562 (100)	183 (32,6)	352 (62,5)	27 (4,9)
VII	321 (100)	99 (30,8)	211 (65,8)	11 (3,4)
VIII	369 (100)	187 (50,7)	171 (46,4)	11 (2,9)
I-VIII		(31,7)	(63,9)	(4,4)
B	388 (100)	197 (50,7)	179 (46,0)	12 (3,3)
E	408 (100)	156 (38,2)	210 (51,4)	42 (10,4)
H	454 (100)	147 (32,5)	294 (64,7)	13 (2,8)

Damit liegt die Pollenfertilität zwar innerhalb der in der Literatur verzeichneten Extremwerte von 2 - 82 %, jedoch deutlich unter dem Literaturdurchschnitt von etwa 50 %. Dieser wird allein in der Population VIII erreicht. Der Anteil fertilen Pollens am

Standort III liegt mit 19,8 % über 30 % unter dem von VIII. Die prozentuale Pollenfertilität der übrigen 6 Bestände zeigt eine sehr geringe Streuung und liegt nahe am Mittelwert von 31,7 %. Der Anteil von Zwergpollen (Abb. 7a) schwankt zwischen 2,1 % (III) und 7,4 % (IV).

Bei allen 3 Vergleichspopulationen liegt die Pollenfertilität höher als der Berliner Durchschnitt, bewegt sich jedoch innerhalb der in Berlin ermittelten Eckwerte. Erwähnenswert ist der hohe Anteil von 10,4 % an Zwergpollen am Standort E. Die Pollenfertilität aller untersuchten Bestände ist zusammen mit den entspr. .chenden Werten für den Fruchtansatz in Diagramm 1 dargestellt.

2.4 Fruchtansatz

Die Samenbildung und -entwicklung stellt eines der vielschichtigsten Probleme bei *Ranunculus ficaria* dar. Während sich die diploiden ssp. *ficaria* und *calthifolius* durch einen guten Fruchtansatz auszeichnen (MARSDEN-JONES 1935, METCALFE 1939, POGAN & WCISKO 1975a), ist bei der tetraploiden ssp. *bulbifer* eine hohe Sterilitätsrate (bis 100 %) zu beobachten (MARSDEN-JONES 1935). Nach WOLFF (1931) besitzt *Ranunculus ficaria* (gemeint ist die ssp. *bulbifer*) die niedrigste Fruchtungszahl aller von ihm untersuchten Ranunculaceen. KINDLER (1914) untersuchte als erste diesen Tatbestand näher. Sie beobachtete eine hohe Rate an Degenerationerscheinungen bei der Embryosackbildung, die von anderen Autoren (METCALFE 1939, PERJE 1952) bestätigt werden konnte. Der befruchtete Embryosack entwickelt sich zunächst normal, im 8-Kern-Stadium jedoch tritt schnelle Disorganisation ein. Weitere Anomalien sind:

- Schrumpfen der Antipoden
- Fehlen der Synergiden
- Fehlen des ganzen Embryosackes.

Alle diese Störungen führen zur Produktion sterilen Samens.

Vieles spricht dafür, daß die Störungen bei der Samenentwicklung in engem Zusammenhang mit der Bildung der Blattachselbulbillen stehen, welche annähernd gleichzeitig erfolgt. Nach PERJE (1952) wirkt das Wachstum der Blattachselbulbillen möglicherweise durch zwei verschiedene Vorgänge hemmend auf die Samenentwicklung:

- durch die Produktion von wachstumshemmenden Phytohormonen
- durch eine Bevorzugung der Bulbillen bei der Nährstoffversorgung (hier sind die Blüten benachteiligt, da sie alle endständig sind; vgl. MARCHANT & BRIGHTON 1974).

KINDLER (1914) fand Hinweise dafür, daß die Samenentwicklung auch von Umweltbedingungen (Boden und Temperatur) beeinflusst wird. Die Forschungsergebnisse von LOSCHNIGG (1925), GILL u.a. (1972) und POGAN & WCISKO (1974) deuten ferner auf die Möglichkeit einer genetischen Fixierung der Samensterilität bei *Ranunculus ficaria*.

Von jedem Berliner Standort wurden 25 Fruchtköpfe ausgezählt. Zu diesem Zweck mußten die Populationen nach Ende der Blütezeit mehrmals aufgesucht werden, um die Fortschritte bei der Samenreifung zu beobachten. Da eine häufige Kontrolle der weit entfernten Vergleichsstandorte nicht erfolgen konnte, wurden sie nicht mit in diesen Untersuchungsabschnitt einbezogen. Bei den Berliner Pflanzen war es auch möglich, den Fruchttansatz unter Gewächshausbedingungen zu studieren, da deren Blüten nicht für die morphologischen Untersuchungen benötigt wurden.

Um den Prozentsatz an lebensfähigem Samen zu ermitteln, wurde die Anzahl geschwollener Samen pro Fruchtstand bestimmt und ins Verhältnis gesetzt zur Zahl nichtgeschwollener Samen (Tab. 2). Es ist jedoch keineswegs sicher, daß alle geschwollenen Samen (Abb. 8) auch wirklich keimungsfähig sind (MARSDEN-JONES 1935), so daß die wirkliche Sterilität meist noch höher liegt als die in der Literatur verzeichneten und nach o.a. Methode gewonnenen Werte.

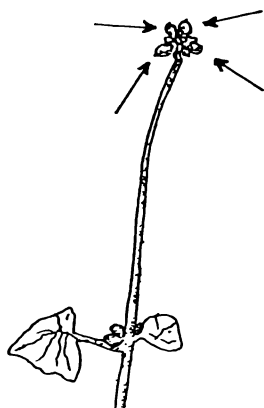


Abbildung 8:

Ranunculus ficaria, ssp. *bulbifer*.
Fruchtstand mit geschwollenen Samen
(Pfeile). Originalgröße. In den
Blattachseln stehen Bulbillen.

Tabelle 2: Fruchtansatz bei *Ranunculus ficaria* L. unter Natur- und Kulturbedingungen (W: Wildmaterial, K: Gewächshauskultur).

Popula- tion		Anzahl un- tersuchter Samen	Geschwollener Samen (%)		Nichtgeschwol- lener Samen (%)	
I	W	395	96	(24,3)	299	(75,7)
	K	327	59	(17,9)	268	(82,1)
II	W	304	70	(23,0)	234	(77,0)
	K	380	70	(18,4)	310	(81,6)
III	W	313	85	(27,1)	228	(72,9)
	K	370	112	(30,4)	258	(69,6)
IV	W	303	44	(14,4)	259	(85,6)
	K	336	66	(19,6)	270	(80,4)
V	W	232	1	(0,5)	231	(99,5)
	K	260	70	(27,4)	210	(72,6)
VI	W	324	10	(3,1)	314	(96,9)
	K	288	59	(20,5)	229	(79,5)
VII	W	283	1	(0,4)	282	(99,6)
	K	312	72	(23,2)	240	(76,8)
VIII	W	321	0	(0,0)	321	(100,0)
	K	308	53	(17,1)	255	(82,9)
I-VIII	W			(11,6)		(88,4)
	K			(21,8)		(78,2)

Die Streubreite der Werte beim Wildmaterial ist beachtlich. Beim Kulturmateriel ist diese Spanne bedeutend geringer. Interessanterweise fällt die höchste bzw. niedrigste Samenschwellungsrate sowohl im Wild- als auch im Kulturmateriel auf jeweils dieselben Populationen. Trotzdem wäre es falsch, hieraus eine Korrelation abzuleiten, wie der hohe Fruchtansatz des Kulturmateriels der Populationen zeigt, die unter natürlichen Bedingungen fast oder ganz steril waren.

PERJE (1952) ermittelte in einem mehrere Klone enthaltenden Areal geschwollene Samen zwischen 23,4 und 47,3 %. Britische Autoren hingegen berichten über häufige vollständige Samensterilität bei ssp. *bulbifer* (MARSDEN-JONES 1935, GILL u.a. 1972).

Nach Diagramm 1 besteht kein Zusammenhang zwischen Pollen- und Samenfertilität: z.B. in VII 50,7 % fertiler Pollen und 0 % Samenschwellung (W).

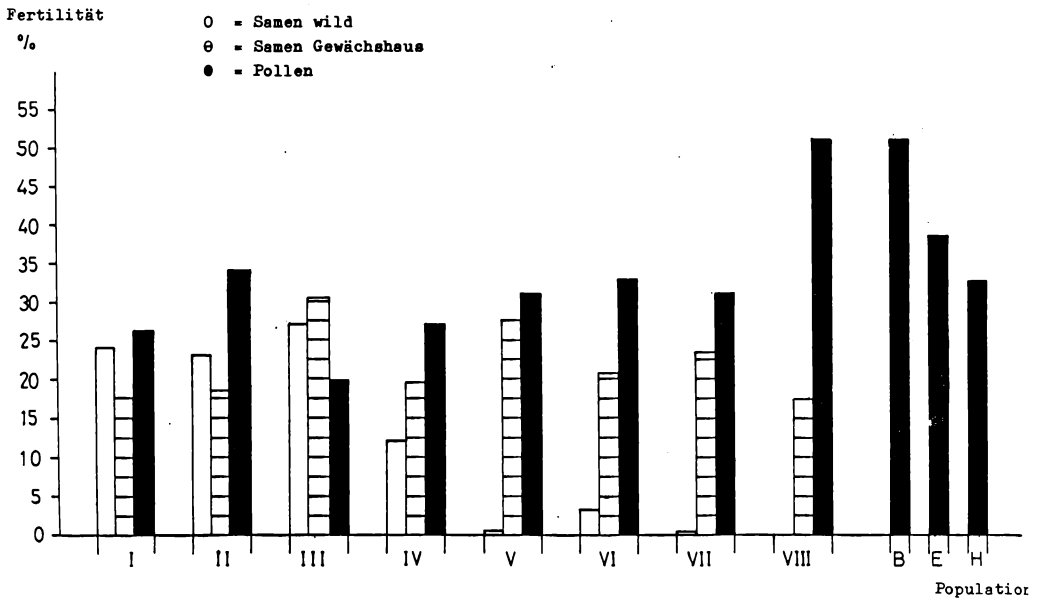


Diagramm 1: Samen- und Pollenfertilität bei *Ranunculus ficaria* L.

3. Morphologischer Teil

3.1 Wurzelmodifikationen

Beim Ausgraben der Pflanzen fiel auf, daß zwei Standorte, nämlich VII und VIII, extrem lockeren Sandboden aufwiesen, in dem *Ranunculus ficaria* wurzelte. Die Primärknollen der dort gefundenen Exemplare bildeten meist richtige "Pfahlwurzeln", die 15 cm und mehr in den lockeren Untergrund hineinreichten. Standort VIII lieferte einen deutlichen Hinweis darauf, daß es sich um eine ausgesprochene Modifikation handelt: Die Pflanzen, die oberhalb der Uferböschung auf einer dichten Rasenfläche wuchsen, wiesen diese Wurzelumformung nicht auf (Abb. 9).

Zwischen diesen beiden Extremen gibt es zahlreiche Abstufungen je nach Standortbedingungen; eine Mittelstellung nimmt die Population III ein, wo die Wurzelknöllchen immerhin bis zu 3 cm lang waren.

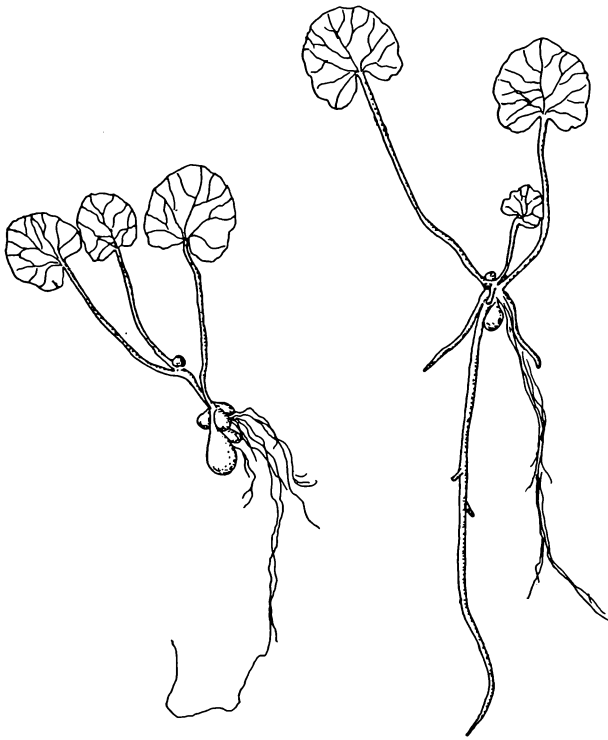


Abbildung 9: Wurzelmodifikationen bei *Ranunculus ficaria* L.
Die Pflanze links stammt von einem feuchten Standort (I),
die Pflanze rechts aus lockerem, sandigem Boden (VII).

3.2 Blattachselbulbillen

Die oberirdisch gebildeten Brutknöllchen sind das wichtigste und sicherste morphologische Unterscheidungsmerkmal zwischen den diploiden und tetraploiden Unterarten von *Ranunculus ficaria*. Die diploiden ssp. *calthifolius* und *ficaria* zeichnen sich durch die Abwesenheit von Blattachselbulbillen aus. Eine Unterscheidung der tetra- bzw. diploiden Pflanzen aufgrund dieses Merkmals ist jedoch erst gegen Ende der Blütezeit möglich, da vorher keine Blattachselbulbillen gebildet werden.

Alle untersuchten Exemplare, sowohl von den Berliner als auch von den Vergleichsstandorten, trugen gegen Ende und nach der Blütezeit in den Blattachsen Bulbillen (Abb. 8 und 9). Ihr Durchmesser schwankte zwischen 3 und 8 mm, im Durchschnitt betrug er ca. 5 mm. Die größten, 8 mm messenden Bulbillen wurden an Pflanzen des stark eutrophierten Standorts VI gefunden. Abge-

nommene Bulbillen schrumpften hier innerhalb von 24 Stunden auf die Hälfte ihres Durchmessers; ein Zeichen für ihren hohen Wassergehalt.

Das Vorkommen von Blattachselbulbillen bestätigt den Befund der karyologischen Untersuchung: Alle untersuchten Pflanzen können eindeutig der ssp. *bulbifer* zugerechnet werden.

3.3 Laubblattform

MARSDEN-JONES & TURRILL (1952) stellten fest, daß die Übergänge zwischen Laubblattformen und -einkerbungen bei *Ranunculus ficaria* fließend sein können. Auch ließ sich eine Vererbbarkeit dieser Merkmale nicht nachweisen, so daß nur standort- und altersspezifische Einflüsse offenblieben.

Im vorliegenden Fall sollte herausgefunden werden, ob bestimmte Laubblattmerkmale existieren, die für einen oder mehrere der 11 Bestände charakteristisch sind und zur Abgrenzung einzelner Sippen mit herangezogen werden können. Dabei war klar, daß aufgrund der zahlreichen Übergänge nur solche Merkmale relevant sein konnten, die in der gesamten Population deutlich hervortraten.

Die vergleichend-morphologische Untersuchung zeigte, daß in allen Populationen zahlreiche Übergänge sowohl in der Form (oval/eiförmig bis spitz/herzförmig) als auch in der Struktur des Blattrandes (wenig bis stark gekerbt, z.T. schwach gezähnt) existieren (vgl. Abb. 10), die zur Charakterisierung einzelner Sippen von *Ranunculus ficaria* nicht geeignet sind.

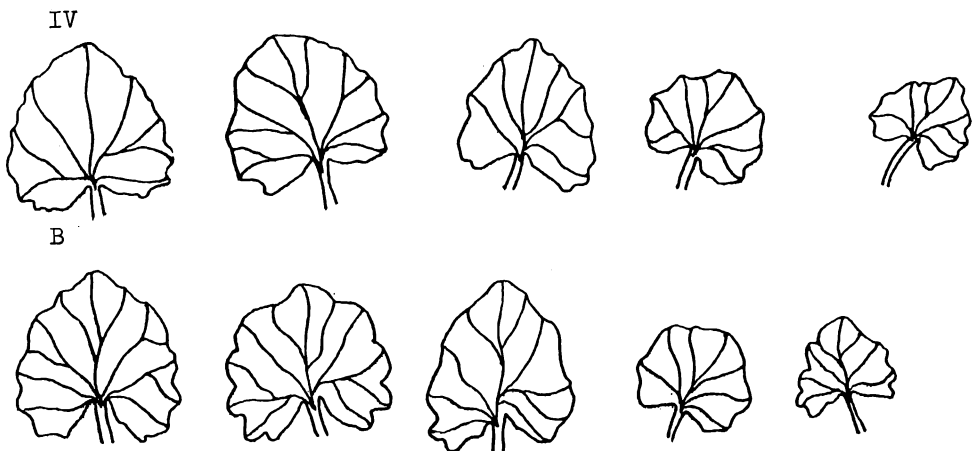


Abbildung 10: *Ranunculus ficaria* L. Laubblätter von Pflanzen der Standorte IV und B.

3.4 Kelchblattzahl

Die Zahl der Sepalen schwankt bei *Ranunculus ficaria* zwischen 3 und 6, wobei die Dreizähligkeit am häufigsten ist. Zweiblättrige Kelche beruhen auf Verwachsung. 4 Sepalen können in den meisten Populationen beobachtet werden, während Fünzfähligkeit nur selten vorkommt. Sechsbältrige Kelche scheinen eine große Ausnahme zu sein, sie wurden von PERJE (1952) in einigen schwedischen Populationen gefunden. VESELA (1969) untersuchte die Kelchblattzahl an tschechoslowakischen Sippen von *Ranunculus ficaria* und kam zu dem Ergebnis, daß die Variationsbreite (Abweichung vom 3-blättrigen Grundtyp) bei der ssp. *bulbifer* größer war als bei *calthifolius*.

Die Kelchblattzahlen in den Berliner und Vergleichspopulationen zeigt Tabelle 3. Da von jedem Standort 25 Blütenkelche ausgezählt wurden, entsprechen 4 % in der Tabelle einem Blütenkelch.

Tabelle 3: Zahl und Häufigkeit der Kelchblätter in den untersuchten Populationen von *Ranunculus ficaria* L.

Popula- tion	3 KBl. (%)	4 KBl. (%)	5 KBl. (%)	durchschn. KBl.-Zahl
I	88	12	0	3,12
II	92	4	4	3,16
III	84	8	8	3,24
IV	96	4	0	3,02
V	88	12	0	3,12
VI	100	0	0	3,00
VII	92	8	0	3,08
VIII	96	4	0	3,02
I-VIII				3,10
B	96	4	0	3,02
E	40	56	4	3,64
H	88	12	0	3,12

Die Schwankungen der Kelchblattzahl innerhalb der Berliner Populationen sind danach gering, aber auch im Vergleich zu den Populationen B und H. Einzig die Pflanzen des Standortes E zeichnen sich durch ein Überwiegen vierblättriger Kelche aus. In diesem Fall kann die Anzahl der Kelchblätter als Unterscheidungsmerkmal zu den anderen Sippen hinzugezogen werden. Bei den Berliner Populationen ist das nicht möglich.

3.5 Kronblätter: Größe, Form, Überlappungsgrad

Im Gegensatz zur Morphologie der Laubblätter wurde der Form, der Größe und dem Überlappungsgrad der Petalen bei *Ranunculus ficaria* größere taxonomische Bedeutung zugemessen, vor allem, was die Abgrenzung der beiden diploiden ssp. *ficaria* und *calthifolius* von der tetraploiden *bulbifer* angeht (MARSDEN-JONES 1935, ANDREAS 1954, ALLEN 1958, TUTIN 1964, VESELA 1969). HEYWOOD & WALKER (1961) teilten die Form der Kronblätter in 3 Kategorien ein:

1. breit, überlappend
2. weniger breit
3. schmal, nicht überlappend.

Die Autoren konnten nachweisen, daß alle drei Petalentypen sowohl bei ssp. *ficaria* als auch ssp. *bulbifer* vorkommen, wenn auch mit unterschiedlicher Häufigkeit. Diese Feststellung war jedoch erst nach einer cytologischen Untersuchung möglich, die zeigte, daß zahlreiche Pflanzen, die nach unsicheren morphologischen Kriterien bestimmt worden waren, in Wirklichkeit zur anderen Unterart gehörten.

Um einen Überblick über die Petalenverhältnisse bei den 8 Berliner und 3 Vergleichspopulationen zu erhalten, wurde ähnlich wie im Abschnitt 3.3 verfahren: Von jedem Standort wurden 5 verschieden große Blüten verglichen. Beispiele sind in Abbildung 11 vorgestellt.

Am erstaunlichsten schien, wie stark die Variabilität der Petalengröße und -form sogar innerhalb einer Blüte ist. Diese sind in vielen Fällen im strengen Sinne gar nicht mehr radiärsymmetrisch.

Der Blütendurchmesser lag in Berlin zwischen 17 und 33 mm, ohne daß standortbezogene Größenunterschiede erkennbar waren. Ähnliches gilt für die Populationen B und H. Der Überlappungsgrad der Petalen war gering bis fehlend, in 9-blättrigen Blüten

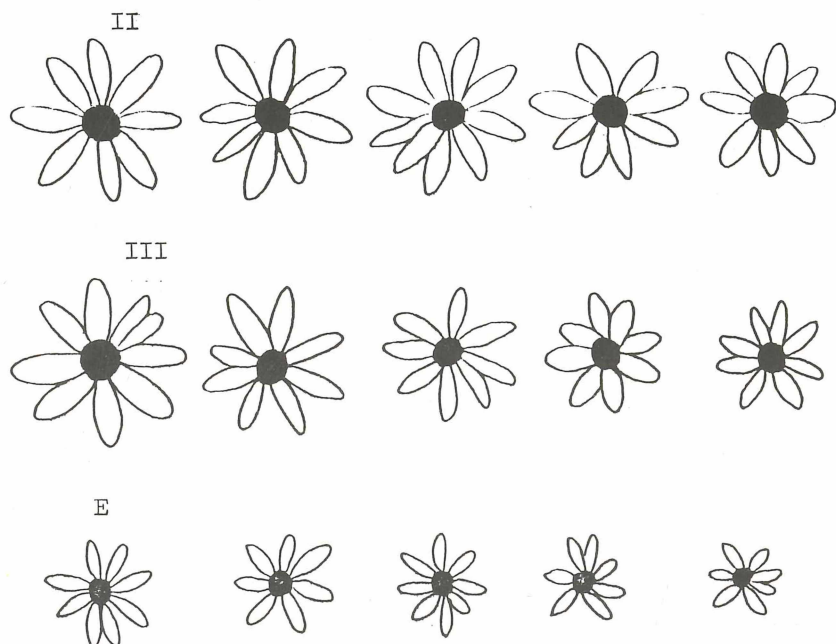


Abbildung 11: *Ranunculus ficaria* L. Blüthenumrisse von Pflanzen der Standorte II, III und E.

waren 2 oder mehr Petalen jedoch oft stark überlappt (z.B. III). Einzig der Bestand E hob sich durch seine Blütengröße (max. 19 mm) eindeutig von den anderen Beständen ab, so daß in diesem Fall der Petalen- bzw. Blütengröße ein gewisser taxonomischer Wert zukommt, allerdings nur im Vergleich mit den größeren Blüten der restlichen Bestände.

3.6 Kronblattzahl

Die Verwendung der Kronblattzahl als taxonomisches Merkmal unterliegt ähnlichen Beschränkungen wie die Petalenform und -größe (HEYWOOD & WALKER 1961). Trotzdem ist es praktikabler, weil es quantitativ exakt erfaßbar ist und das Problem fließender Übergänge entfällt. Eine Kronblattzahl mit hoher Konstanz in einer Population kann mit dazu dienen, einzelne Sippen abzugrenzen. Dies ist um so wichtiger, als die Zahl der Petalen als genetisch fixiertes Merkmal gelten kann, wie Kulturversuche über mehrere Jahre hinweg gezeigt haben (PERJE 1952). Am häufig-

sten sind 8 Kronblätter pro Blüte. Die Literatur verzeichnet jedoch einen großen Streubereich dieser Werte. PERJE fand in schwedischen Populationen der ssp. bulbifer Kronblattzahlen zwischen 5 und 14, VESELA (1969) bei tschechoslowakischen Exemplaren der gleichen Unterart Zahlen von 7 bis 13. Bei den diploiden Unterarten liegen die Verhältnisse ähnlich.

Es wurden die Petalen von jeweils 25 Blüten der Berliner und der auswärtigen Populationen ausgewählt (Tab. 4), wobei eine Blüte wieder 4 % entspricht.

Tabelle 4: Zahl und Häufigkeit der Kronblätter in den untersuchten Populationen von *Ranunculus ficaria* L.

Popula- tion	7 KrBl. (%)	8 KrBl. (%)	9 KrBl. (%)	10 KrBl. (%)	durchschn. KrBl.-Zahl
I	4	84	12	0	8,17
II	8	80	12	0	8,10
III	8	92	0	0	7,94
IV	8	64	16	12	8,32
V	0	92	8	0	8,17
VI	8	84	4	4	8,10
VII	4	88	4	4	8,17
VIII	56	44	0	0	7,45
I-VIII					8,05
B	4	92	4	0	8,00
E	64	36	0	0	7,38
H	0	24	56	20	8,97

Die Berliner Durchschnittswerte liegen sehr nahe bei 8 Kronblättern pro Blüte. Am deutlichsten heben sich die Spandauer Ergebnisse (VIII) ab. Hier sind die 7-blättrigen Blüten am häufigsten. Der Unterschied zu den anderen Standorten ist zahlenmäßig so groß, daß die Petalenzahl in diesem Fall ein wichtiges Unterscheidungs- und Charakterisierungsmerkmal bildet. Noch unterschiedlicher liegen die Verhältnisse bei den Vergleichspopulationen. E zeigt den niedrigsten, H den höchsten gefundenen Kron-

blattzahlen-Durchschnitt. Diese Ergebnisse zeigen, daß in einem kleinen Verbreitungsgebiet und noch mehr in größeren Räumen die Petalenzahl ein wichtiges systematisches Merkmal zur Abgrenzung einzelner Varianten sein kann.

Erwähnenswert ist die insgesamt geringe Schwankung der Petalenzahl (zwischen 7 und 10), die weit hinter den referierten Literaturangaben zurückliegt. Auf die Berliner Standorte bezogen ist die Feststellung interessant, daß die als "umweltbelastet" eingestuften Populationen I, VI und VII keine auffallende Abweichung der durchschnittlichen Kronblattzahl und der Streuung einzelner Werte gegenüber den anderen Populationen (außer VIII) erkennen lassen.

3.7 Staub- und Fruchtblattzahl

Die Zahl der Staub- und Fruchtblätter unterliegt bei *Ranunculus ficaria* sehr großen Schwankungen. Die Literaturangaben für die Staubblattzahl liegen zwischen 12 und 42, für die Fruchtblattzahl bei 5 bis 44 pro Blüte (MARSDEN-JONES 1935, HEYWOOD & WALKER 1961, VESELA 1969, PERJE 1952). Die an 2. und 3. Stelle genannten Autoren messen der Staub- und Fruchtblattzahl nur untergeordnete taxonomische Bedeutung zu, während in PERJEs Untersuchung deutlich regionale Unterschiede hervortreten. Die Autorin nimmt an, daß die Zahl der Staub- und Fruchtblätter sowohl standort- als auch genetisch bedingt ist; standortbedingt insofern, als auf guten Böden meist besser ausgebildete Blüten zu finden sind als auf schlechten, was seinen Niederschlag auch in einer höheren Anzahl von Blütenorganen findet. Eine eindeutige genetische Fixierung sieht PERJE dann, wenn auch unter günstigen Standortbedingungen nur eine geringe Zahl von Stamina und Karpellen auftritt. Sie vermutet hierbei eine Reduktionserscheinung, die mit der hohen Sterilitätsrate der ssp. bulbifer verknüpft sein könnte.

Von jedem Berliner und Vergleichsstandort wurden 25 Blüten entnommen und die Staubblätter sowie die Stempel ausgezählt. Da hier eine hohe Streuung der Werte gefunden wurde, erschien es zweckmäßig, diese in Blockdiagrammen darzustellen, die die Staub- und Fruchtblattzahlen nach ihrer Häufigkeit innerhalb der 25 Blüten wiedergeben (Diagramm 2).

Zusätzlich zeigt Tabelle 5, daß die Staub- und Fruchtblattzahlen im wesentlichen innerhalb des in der Literatur genannten Rahmens liegen.

Tabelle 5: Streubreite der Staub- und Fruchtblattzahlen in den untersuchten Populationen von *Ranunculus ficaria* L.

Staubblattzahl		Fruchtblattzahl	
min.	max.	min.	max.
11 (I, VII)	35 (II)	6 (VI)	22 (VIII)
8 (E)	30 (H)	6 (B, E)	17 (B)

Zahl und Häufigkeit der Stamina und Karpelle innerhalb der Populationen ergeben nach Diagramm 2 ein heterogenes Bild. Vor allem I, II und VI zeigen einen großen Streubereich sowohl der Staub- als auch der Fruchtblattzahl. In dieser Hinsicht zeichnet sich die Population VIII durch eine bemerkenswerte Homogenität aus. Ähnliches gilt für die Population E. Die Durchschnittswerte für die Populationen zeigt Tabelle 6.

Tabelle 6: Durchschnittswerte der Staub- und Fruchtblattzahlen in den untersuchten Populationen von *Ranunculus ficaria* L.

Pop.	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Staubblattzahl	19,7	23,0	19,4	22,6	19,9	21,4	18,0	15,1
	Berlin: 19,9							
Fruchtblattzahl	11,9	15,0	10,9	14,1	10,7	10,6	12,4	14,2
	Berlin: 12,5							
Population	B		E		H			
Staubblattzahl	21,9		12,9		22,8		Ges.:	19,2
Fruchtblattzahl	10,3		8,2		10,6		Ges.:	9,7

Zum Vergleich PERJE (1952): Durchschnittsextreme von Populationen.

Staubblattzahl		Fruchtblattzahl	
min.	max.	min.	max.
19,32	36,92	13,24	31,08

Danach erreichen die in Berlin und an den auswärtigen Standorten ermittelten Durchschnittszahlen nur knapp die von PERJE errechneten Durchschnittsminima.

Eine deutliche Korrelation zwischen hoher Stamina- und Karpellzahl zeigen die Populationen II und IV. Im Widerspruch dazu scheint das Ergebnis aus VIII zu stehen. Hier haben wir die geringste Staubblattzahl der Berliner Populationen gekoppelt mit der zweithöchsten Fruchtblattzahl. Das "klassische" Beispiel für den Zusammenhang zwischen schlechter Blütenentwicklung (geringe Größe) und einer geringen Anzahl von Petalen, Stamina und Karpellen bietet der Vergleichsstandort E, wobei jedoch die Kelchblattzahl weit über dem Durchschnitt liegt.

Es bleibt festzuhalten, daß nach den in diesem Abschnitt behandelten Kriterien nur die Population VIII einen deutlichen Unterschied zu den anderen Berliner Populationen zeigt. Entsprechendes gilt für die Population E.

3.8 Weitere Beobachtungen

In der Blütenzahl innerhalb einer Population kamen große Unterschiede vor. So wiesen Pflanzen am Standort I, die am Wegrand oder im tiefen Schatten wuchsen, weit weniger Blüten auf als solche, die nur wenige Meter weiter auf Rasenstücken o.ä. zu finden waren. Noch extremer lagen die Verhältnisse am Vergleichsstandort E. Die dort im Frühjahr ausgegrabenen Pflanzen entwickelten im Gewächshaus keine einzige Blüte, obwohl die vegetativen Teile gut ausgebildet und auch mehrere Knospen vorhanden waren. Deshalb mußte dieser Standort noch einmal aufgesucht werden. Es machte jedoch Mühe, die erforderlichen 25 Blüten zu finden, obwohl der *Ranunculus ficaria*-Bestand sehr dicht war und über mehrere hundert Quadratmeter reichte.

Auch KINDLER (1914) berichtet, daß im Schatten wachsende Pflanzen von *Ranunculus ficaria* oft nur wenige Blüten entwikk-

keln. Nach WINKLER (1927) blühen wildwachsende Pflanzen von *Ranunculus ficaria* aber erst im 3. oder 4. Jahr. Es wäre interessant, wieweit es sich um eine umweltbedingte Störung handelt oder ob möglicherweise eine Reduktionstendenz bei einer sich vorwiegend ungeschlechtlich fortpflanzenden Unterart vorliegt (vgl. ANDREAS 1954).

4. Diskussion

Die Ranunculaceen gehören systematisch zur ursprünglichsten Ordnung der Dicotyledoneae, den Ranales oder Polycarpicae. Typisch für diese ist eine Vielzahl von Merkmalen, die als primitiv gelten, wie z.B. ein apocarpes Gynözeum, zahlreiche Staub- und Fruchtblätter sowie eine große Mannigfaltigkeit in der Blütenausbildung. Solche Merkmale - vor allem die beiden erstgenannten - finden sich auch bei *Ranunculus ficaria*. Hingegen lassen sich weitere Eigenheiten dieser Sippe, z.B. die genetischen und fortpflanzungsbiologischen Unterschiede, nicht einfach aus der systematischen Stellung erklären.

In der vorliegenden Untersuchung wurde festgestellt, daß die Pflanzen aller 11 Standorte den gleichen Karyotyp besitzen. Hinweise auf eine umweltbedingte Beeinflussung der karyologischen Verhältnisse wurden nicht gefunden. Die Meiosestörungen entsprechen den in der Literatur beschriebenen.

Die quantitative Erfassung der Pollenentwicklungsstörungen brachte zwar unterschiedliche Ergebnisse, jedoch sind diese nur in zwei Fällen als standortbezogenes Unterscheidungsmerkmal brauchbar (III, VIII). Es stellte sich heraus, daß der Anteil sterilen Pollens in den als "umweltbelastet" eingestuften Populationen I, VI und VII nicht höher lag als in den meisten anderen Beständen. Während *Ranunculus ficaria* in zahlreichen Merkmalen eine außerordentliche Vielfalt aufweist, zeigte er sich gerade hier verschiedenen Umwelteinflüssen gegenüber von bemerkenswerter Indifferenz.

Ein gänzlich anderes Bild ergab die Untersuchung des Fruchtansatzes. Die Populationen I - IV zeigten einen Anteil geschwollenen Samens von ca. 20 %, während die restlichen Bestände fast oder vollständig steril waren. Die Erklärung wird erschwert durch die Beobachtung, daß unter Gewächshausbedingungen alle 8 Berliner Populationen einen gleichmäßig guten Frucht-

ansatz zeigten. Dieses Phänomen ist auch insofern interessant, als in ihm die prinzipielle Problematik der gesamten Untersuchung deutlich zutage tritt: die Rückführung variierender Merkmale auf genetische und/oder umweltbedingte Ursachen.

Für die hohe Samensterilität an den Standorten V - VIII sind folgende Ursachen denkbar:

1. Ungünstige Standortbedingungen (Boden- und Temperaturverhältnisse; KINDLER 1914)
2. Keine Bestäubung mit Pollen anderer Populationen wegen isolierter Lage.

Das Letztgenannte würde voraussetzen, daß die entsprechenden Bestände in sich selbst steril und somit genetisch in hohem Maße uniform sind. (Selbststerilitätsgene; GREEN & THOMAS 1961). Genetisch bedingte Sterilität (LOSCHNIGG 1925) kann aufgrund der Befunde des Kulturmateri als ausgeschlossen werden.

Für eine standörtliche Ursache spricht, daß alle im Gewächshaus gehaltenen Pflanzen einen Fruchtansatz zeigten, der etwa dem der Populationen entsprach, die sich auch unter natürlichen Bedingungen als fertil erwiesen. Bei den Populationen VI und VII mag diese Ursache plausibel erscheinen, bei den Beständen V und VIII jedoch nicht.

Auch die Möglichkeit fehlender Fremdbestäubung bei gleichzeitiger Selbststerilität muß unter Vorbehalt gesehen werden. Um die isolierte Lage eines Bestandes nachzuweisen, wäre eine exakte Erfassung aller umliegenden *Ranunculus ficaria*-Populationen nötig. Das ist ansatzweise an den Standorten IV - VII geschehen. Im gesamten Volkspark Friedrichshain wurde kein weiterer Bestand von *Ranunculus ficaria* gefunden. Das gleiche gilt für die Umgebung der Ruhlebener Population.

Auf dieser Basis ließe sich auch der gute Fruchtansatz im Gewächshaus erklären. Da hier mehrere genetisch offenbar unterschiedliche Populationen auf engstem Raum zusammenstanden, war die Bestäubung mit Fremdpollen für alle Pflanzen gleichermaßen wahrscheinlich, was zu der hohen Samenschwellungsrate aller Gewächshausbestände führte. Ein Gegenbeispiel sind jedoch die Verhältnisse in Britz (IV), wo in der Umgebung des Standortes ebenfalls keine weiteren Bestände gefunden werden konnten, aber trotzdem ein Fruchtansatz von 14,4 % ermittelt wurde.

So stellt der Begriff "isolierte Population" eine recht unsichere Größe dar. Nur ein genaues Studium der Bestäubungsver-

hältnisse und eine Bestimmung des übertragenen Pollens bzw. entsprechende Bestäubungsversuche können Aufschluß darüber geben, ob ein Bestand selbststeril und zur sexuellen Fortpflanzung auf Pollen anderer Populationen angewiesen ist.

Die morphologische Untersuchung bestätigte zunächst einmal den karyologischen Befund: Vorkommen von Blattachselbulbillen bei $2n=32$ Chromosomen, d.h. Zugehörigkeit aller 11 untersuchten Populationen zu *Ranunculus ficaria*, ssp. *bulbifer*. Damit konnte es bei der weiteren taxonomischen Betrachtung nur noch um die Feststellung von Varietäten gehen. Das Vorkommen der Wurzelmodifikationen zeigte, wie gut sich die Pflanzen auf verschiedene Standortbedingungen einstellen können und wie groß die Variabilität der entsprechenden Wurzelorgane ist. Eine ähnliche Variabilität - allerdings ohne erkennbaren Standortbezug - wurde auch aus der Untersuchung der Laubblatt- und Petalenform deutlich. Hier waren weitgehende Differenzen bis in die einzelne Pflanze bzw. Blüte hinein zu beobachten. Es kann in diesem Falle von einer "Konstanz der Variation" gesprochen werden, die den taxonomischen Wert der entsprechenden Merkmale stark reduziert (Ausnahme: Blütengröße in der Population E).

Als brauchbarer erwies sich die Quantifizierung der einzelnen Blütenorgane, vor allem der Petalen. Hingegen verdeutlicht die Staub- und Fruchtblattzahl einerseits die große Variationsbreite von *Ranunculus ficaria*, andererseits gibt sie einen Hinweis auf die ursprüngliche systematische Stellung dieser Sippe.

Im morphologischen Bereich machten die Berliner Populationen, auch die von den 3 Extremstandorten, einen recht einheitlichen Eindruck. Nur der Bestand VIII (Spandau) kann aufgrund dieser Kriterien (Petalenzahl, geringe Staubblattzahlstreuung) von den anderen Populationen eindeutig unterschieden und als eigenständiger Klon und Varietät bezeichnet werden. Bei den restlichen Populationen liegt diese Annahme eines Klons auch nahe, aufgrund der morphologischen Verhältnisse kann jedoch nicht von Varietäten gesprochen werden. Hier wird die Notwendigkeit klar, eine kritische Sippe wie *Ranunculus ficaria* möglichst in einer Vielzahl verschiedener Merkmale zu untersuchen. Daß morphologische Unterschiede im überregionalen Bereich noch deutlicher her-

Tabelle 7: Zusammenfassung der Ergebnisse

Popu- lation	Chr.-Zahl 2n	Pollenfertilität (%) fertil	Pollenfertilität (%) steril normal	zwergf.	Samenreife (%) Wild- material	Gewächs- haus	Vorkommen von Bulbillen	Kelch- blatt- zahl	Kron- blatt- zahl	Ø Staub- blatt- zahl	Ø Stäm- pel- zahl
I	32	28,6	64,2	7,2	24,3	17,9	+	3,12	8,17	19,7	11,9
II	32	34,2	62,2	3,6	23,0	18,4	+	3,16	8,10	23,0	15,0
III	32	19,8	78,1	2,1	27,1	30,4	+	3,24	7,94	19,4	10,9
IV	32	27,0	65,6	7,4	14,4	19,6	+	3,02	8,32	22,6	14,1
V	32	30,4	65,9	3,7	0,5	27,4	+	3,12	8,17	19,9	10,7
VI	32	32,6	62,5	4,9	3,1	20,5	+	3,00	8,10	21,4	10,6
VII	32	30,8	65,8	3,4	0,4	23,2	+	3,08	8,17	18,0	12,4
VIII	32	50,7	46,4	2,9	0,0	17,1	+	3,02	7,45	15,1	14,2
I-VIII	32	31,7	63,9	4,4	11,6	21,8	+	3,10	8,05	19,9	12,5
B	32	50,7	46,0	3,3	-	-	+	3,02	8,00	21,9	10,3
E	32	38,2	51,4	10,4	-	-	+	3,64	7,38	12,9	8,2
H	32	32,5	64,7	2,8	-	-	+	3,12	8,97	22,8	10,6

vortreten können als innerhalb der Stadt, zeigt ein Vergleich der Populationen E und H für Kelch- und Kronblattzahl.

Die Berliner Populationen liefern zu der Beziehung Populationsgröße/Merkmalvariabilität gutes Anschauungsmaterial, da die Flächen, welche die *Ranunculus ficaria*-Bestände bedecken, zwischen einem halben Quadratmeter (VI) und einem halben Quadratkilometer (II) schwanken. Ein Vergleich der Kelch-, Kron-, Staub- und Fruchtblattzahlen läßt nicht den Schluß zu, daß in den größeren Beständen auch eine größere Variabilität der Merkmale anzutreffen ist. Zur genaueren Quantifizierung müßte eine größere Anzahl von Blüten ausgezählt werden, die jedoch in den kleineren Klonen nicht zu beschaffen waren.

Die dargestellten Beobachtungen lassen vermuten, daß eine vergleichende Untersuchung an *Ranunculus ficaria*, wie sie in England, Schweden, der Tschechoslowakei und anderen Ländern erfolgt ist und jetzt in Berlin begonnen wurde, auch im deutschen Raum interessante Ergebnisse und neue Fragestellungen erbringen wird.

Tabelle 7: Zusammenfassung der Ergebnisse

5. Zusammenfassung

Es wurden 8 Berliner und 3 auswärtige Populationen von *Ranunculus ficaria* in karyologischer und morphologischer Hinsicht untersucht (Zusammenfassung der Ergebnisse in Tab. 7). Bei allen 11 Beständen wurde als somatische Chromosomenzahl $2n=32$ ermittelt. Auch war der Karyotyp einheitlich.

Bei den Meiosen der Pollenmutterzellen wurden zahlreiche Störungen beobachtet, die ihren Niederschlag in einem hohen Prozentsatz sterilen Pollens fanden. Dieser Anteil war in einzelnen Beständen unterschiedlich hoch, ohne daß hierfür ökologische Ursachen gefunden wurden. Der Fruchtansatz betrug in allen Populationen unter Gewächshausbedingungen über 17 %, während an den Wildstandorten bei 4 Beständen annähernde oder vollständige Sterilität beobachtet wurde.

Zwei Populationen zeigten in ihrer Wurzel Ausbildung eine gute Anpassung an die Bodenverhältnisse, was als Modifikation zu deuten ist. Blattachselbulbillen wurden bei allen untersuchten Pflanzen gefunden. Unter Berücksichtigung der Chromosomenzahl sind alle 11 Bestände daher *Ranunculus ficaria*, ssp. *bulbifer*, zuzuordnen.

Die Form der Laubblätter war vielfältig und für keine Population spezifisch. Gleiches gilt für die Petalenform und -größe bis auf eine Ausnahme. Die Zahl der Kelchblätter war nur in einem Fall als signifikantes Unterscheidungsmerkmal brauchbar. Vom Normaltypus deutlich abweichende Kronblatt-Durchschnittszahlen wurden in 2 auswärtigen und einer Berliner Population ermittelt. Die Anzahl der Staub- und Fruchtblätter besaß einen großen Streubereich, auch hier gab es standortbezogene Unterschiede.

Der Vergleich zwischen den auswärtigen Populationen erbrachte Hinweise auf regionale Differenzen (Kronblattzahl), jedoch war eine genauere Aussage auf der Basis von 3 untersuchten Beständen nicht möglich.

6. Literatur

- ALLEN, D.E. 1958: Plant notes: *Ranunculus ficaria* L. Proc. Bot. Soc. Brit. Is. 3, 45, 66.
- ANDREAS, Ch. 1954: Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands I. Introduction: Reductional trends as a possible interpretation of flower types. Acta Bot. Neerl. 3, 446-453.
- AUGSTEN, H. 1957: Die Wirkung tiefer Temperaturen auf die Entwicklung von *Ranunculus ficaria* L. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 70, 233-244.
- GILL, J.J.B.,
JONES, B.M.G.,
MARCHANT G.J.,
MC LEISH, J. &
OCKENDEN, D.J. 1972: The distribution of chromosome races of *Ranunculus ficaria* L. in the British Isles. Ann. Bot. 36, 31-47.
- GOTTSCHALK, W. 1976: Bedeutung der Polyploidie für die Evolution der Pflanze. 101 f., 370 f., Frankfurt/Main.
- GREEN, P.S. &
THOMAS, J.L. 1961: The bulbiferous *Ranunculus ficaria*. Rhodora 63, 289-291.
- HEGI, G. 1965/1974: Illustrierte Flora von Mitteleuropa III/3, 243 ff., München.
- HEYWOOD, V.H. &
WALKER, S. 1961: Morphological separation of cytological races in *Ranunculus ficaria* L., Nature (London) 189, 604-605.
- KINDLER, TH. 1914: Gametophyt und Fruchtausatz bei *Ficaria ranunculoides*. Österr. Bot. Zeitschr. 64, 73-85.
- LAEGAARD, S. 1966: *Ranunculus ficaria* ssp. *fertilis* in Denmark. Bot. Tidsskr. 61, 295-297.
- LARTER, L.N.H. 1932: Chromosome variation and behaviour in *Ranunculus* L. Journ. Gen. 26, 255-283.
- LOSCHNIGG, F. 1925: Über die Ursachen der häufigen Sterilität. In: Bausteine zu einer Monographie von *Ficaria* (4). Beitr. Biol. Pfl. 14, 347-358.
- MARCHANT, C.J. &
BRIGHTON, C.A. 1971: Mitotic instability in the short arm of a heteromorphic SAT-chromosome of tetraploid *Ranunculus ficaria* L. Chromosoma (Berl.) 34, 1-18.
- 1974: Cytological diversity and triploid frequency in a complex population of *Ranunculus ficaria*. Ann. Bot. 38, 7-15.

- MARSDEN-JONES, E.M., 1935: *Ranunculus ficaria* LINN: Life history and pollination. J. Linn. Soc. (London) 50, 39-55.
- & TURRILL, W.B., 1952: Studies on *Ranunculus ficaria*. Journ. Gen. 50, 522-534.
- METCALFE, C.R. 1938: The morphology and mode of development of the axillary tubercles and root tubers of *Ranunculus ficaria*. Ann. Bot., N.S. 2, 145-157.
- 1939: The sexual reproduction of *Ranunculus ficaria*. Ann. Bot., N.S. 3, 91-103.
- PERJE, A.M. 1952: Some causes of variation in *Ranunculus ficaria* L. Ark. f. Bot., ser. 2, 2, 251-264.
- POGAN, E. & WCISKO, H. 1973: Studies in *Ranunculus ficaria* L. I. Karyological analysis of *R. ficaria* L. ssp. *bulbifer* (MARSDEN-JONES) LAVALREE and *R. ficaria* L. ssp. *calthifolius* (RCHB.) ARC. Acta Biol. Crac., Series Botanica 16, 135-143.
- 1974: Studies in *Ranunculus ficaria* L. II. Further karyological studies. Acta Biol. Crac., Series Botanica 17, 165-173.
- 1975a: Studies in *Ranunculus ficaria* L. III. Karyotype analysis. Acta Biol. Crac., Series Botanica 18, 79-99.
- 1975b: Studies on *Ranunculus ficaria* L. A cytotaxonomical approach. Int. Bot. Congr. Lengrd. XII, Abstracts, 18.
- SÓO, R. & BORHIDI, A. 1966: Über einige Formenkreise der ungarischen und karpatischen Flora. IV: *Ficaria*. Ann. Univ. Sci. Budapest 8, 297-300.
- TUTIN, T.G. 1964: Flora Europaea, Vol. I, 233 f., Cambridge.
- VESELA, E. 1969: Beitrag zur Taxonomie der Art *Ficaria verna* HUDS. Preslia 41, 313-322.
- WINKLER, H. 1927: Bausteine zu einer Monographie von *Ficaria*: Weitere Beobachtungen an der Keimpflanze. Beitr. Biol. Pfl. 15, 126-129.
- WOLFF, F. 1931: Fruchtung einiger Ranunculaceen mit einsamer Schließfrucht unter besonderer Berücksichtigung der Achsenverhältnisse. Beitr. Biol. Pfl. 19, 201 f.

