

Detlev Drenckhahn

Morphologie und Jahreszyklus von *Ficaria calthifolia* Rchb. – eine neu etablierte Sippe in Deutschland

Morphology and annual cycle of *Ficaria calthifolia* Rchb. – a recently established species for Germany

Published online: 14 July 2016
© Forum geobotanicum 2016

Abstract *Ficaria calthifolia* (typical diploid form, type1) has recently been discovered to grow outside its southeastern European distribution area also in Germany, namely in Northern Bavaria (Würzburg) and at dikes of the river Elbe in Brandenburg and Saxony. *Ficaria calthifolia* is distinguished from *Ficaria verna* by the absence of both elongated multisegmental stems and axillary tubers (bulbils). The 1–2 (3) short stems of *Ficaria calthifolia* remain mostly underground and may extend during anthesis few cm above ground. Leaves form a rosette-like cluster consisting of ground leaves (directly arising from the rhizome) and a rosette of up to 8 stem-leaves that emanate from the single (terminal) node of the short stems. The majority of flower stalks are leafless (true pedicles) but about 40% contain a single, a pair or rarely a triplet of petiolate leaves. The number of petals is 8 (9). Diploid *Ficaria calthifolia* is fertile with average 7 (Würzburg) to 14 nutlets (Elbe population) per head (maximum 26). In Würzburg also triploid plants (type2) were encountered being more robust than diploid plants with larger flowers, larger blades and largely abortive nutlets. A small population of plants (type3) with higher numbers of chromosomes (probably pentaploid) was also found. Plants intermediate between *Ficaria calthifolia* and *Ficaria verna* are readily distinguished by axillary tubers at stem leaves. Tubers removed from rhizome of *Ficaria calthifolia* and planted in soil in May gave rise to new plants sprouting in late autumn. Annual cycle of the root system is described. Spontaneous shedding of tubers from rhizome appears to be a regular mechanism of vegetative proliferation of *Ficaria calthifolia*. Thus, accidental displacement not only of nutlets but also of tubers via rivers (i.e. river Elbe) or by other (anthropogenic) vectors could be sufficient for north-westward expansion of the distribution area.

Zusammenfassung *Ficaria calthifolia* (diploide Form, Typ1) wurde kürzlich nord-westlich des geschlossenen südosteuropäischen Verbreitungsgebiet auch in Deutschland gefunden, nämlich in Würzburg (2006) und an Elbedeichen in Brandenburg (2014) und Sachsen (2015). *Ficaria calthifolia* ist durch das Fehlen von verlängerten mehrgliedrigen Stängeln und die Abwesenheit von Brutknollen in den Blattachsen gekennzeichnet. Die 1–2 (3) Stängel von *Ficaria calthifolia*, verbleiben überwiegend im Boden (hypogäisch), können aber im Laufe der Anthese aus dem Boden hervorwachsen. Die gestielten Laubblätter setzen sich aus Grundblättern und einer Rosette von bis zu 8 Stängelblättern pro Stängel zusammen. Letztere entspringen aus dem terminalen Stängelknoten (Stängelblattrossette). In Würzburg kommen zwei Populationen von

Ficaria calthifolia vor, diploide Typ1-Pflanzen und triploide Typ2-Pflanzen. Letztere sind robuster, besitzen größere Blüten (bis 4 cm) und entwickeln nur vereinzelt reife Nüsschen. Pflanzen mit höherem Ploidiegrad (wahrscheinlich pentaploid, Typ3) wurden auch gefunden. Etwa 60% der 3 bis 8 Blütenstiele von Typ1-Pflanzen besitzt kein Stängelblatt, der Rest einen Knoten mit 1 bis 2 (3) Hochblättern. Die Zahl der Kronblätter beträgt 8 (vereinzelt 9), die durchschnittliche Zahl reifer, eiförmiger Nüsschen pro Fruchtstand beträgt 7 (Würzburg) / 14 (Elbe) (maximal 26). Aus vom Rhizom abgebrochenen und im Mai gepflanzten Speicherknollen keimten im Spätherbst desselben Jahrs neue Pflanzen. Der Jahreszyklus des Wurzelsystems wird beschrieben. Durch spontane Ablösungen einzelner Speicherknollen findet eine vegetative Vermehrung statt. Neben Nüsschen wären abgebrochene Speicherknollen für die Fernansiedlung der Sippe an Elbe (u.a. Verschleppung durch Hochwasser) und Main (Verschleppung durch Schiffe und andere Vektoren) ausreichend.

Keywords *Ficaria calthifolia*, morphotypes, karyotypes, *Ficaria verna*

Prof. Dr. Detlev Drenckhahn
Julius-Maximilians University
Department of Anatomy & Cell Biology
Koellikerstr 6
D 97070 Würzburg
Detlev.Drenckhahn@uni-wuerzburg.de

Einleitung

Mitte April 2006 wurden vom Verfasser mehrere Exemplare einer ungewöhnlich erscheinenden *Ficaria*-Sippe mit rosettenförmig angeordneten Laubblättern und aus den Rosettenzentren aufsteigenden Blütenstielen gefunden (Abb.1). Diese wuchsen an einem viel begangenen Parkweg in den Parkanlagen nahe des Hauptbahnhofs in Würzburg (MTB 6125/332). Zwei Pflanzen waren durch Wegebau und Tritt beschädigt und wurden in Kultur genommen. Bei der Blüte im folgenden Jahr erwiesen sich die kultivierten Pflanzen und mehrere im Park wachsende Pflanzen als *Ficaria calthifolia* Rchb. Eine intensivere Suche erbrachte 2009 auch Funde von identisch aussehenden Pflanzen auf Grasflächen des südlichen Mainufers (Abb.2). Diese Pflanzen (Abb.1–2) werden im Folgenden als Typ1-Pflanzen bezeichnet.

Ende März 2014 wurden in einem andern Parkabschnitt (MTB 6225/211) 16 jeweils aus mehreren Pflanzen beste-



Abb.1 Aspekt von *Ficaria calthifolia* (Typ1) im Stadtpark (Ringpark) von Würzburg / Bayern. In (d) ist ein Fruchtstand mit behaarten Nüsschen gezeigt.

Fig.1 Aspect of *Ficaria calthifolia* (type1) in city park of Würzburg / Bavaria. In (d) a fruithead is shown with pubescent nutlets

hende Horste von *Ficaria calthifolia* auf Rasenflächen gefunden und 6 Einzelpflanzen in benachbarten Rasenabschnitten und Staudenbeeten. Diese Typ2- Pflanzen fielen durch besonders große Blüten (bis 4 cm Abb.3, 4) und dickere Blatt- und Blütenstängel auf (Abb.3).

2015 wurde ein dritter Typ von *Ficaria calthifolia* mit aufrecht stehenden größeren und derberen Blättern und oft verkümmerten Blüten (Typ3, Abb.3) gefunden.

Ein weiteres Vorkommen von *Ficaria calthifolia* wurde für Mühlberg in Brandenburg an einem Schutzdamm der Elbe erwähnt (Botanischer Verein Sachsen-Anhalt 2015). Auch am Elbedeich südlich Riesa / Sachsen (Nünchritz, MTB 4746/12) wurden 2015 vom Verfasser mehrere Exemplare von *Ficaria calthifolia* gefunden. Alle Pflanzen entsprechen dem Typ1 von Würzburg.

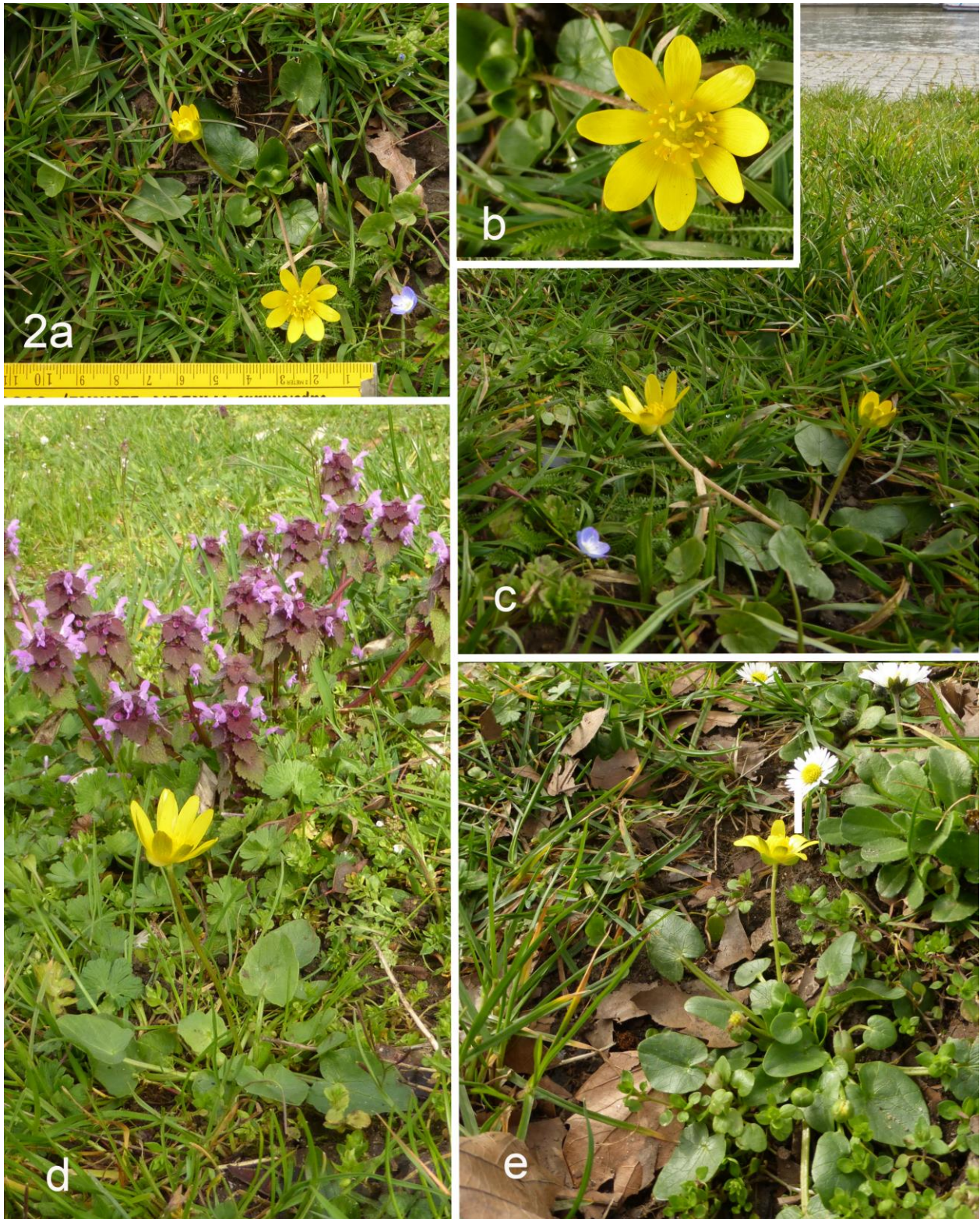


Abb.2 Aspekt von *Ficaria calthifolia* (Typ1) am südlichen Mainufer in Würzburg / Bayern

Fig.2 Aspect of *Ficaria calthifolia* (type1) on southern bank area of river Main in Würzburg / Bavaria

Taxonomie der Gattung *Ficaria* Die taxonomische Stellung des Scharbockskaut-Aggregats innerhalb der Ordnung der *Ranunculaceae* wurde wegen verschiedener morphologischer Besonderheiten (u.a. 3 Kelchblätter, > 5 Kronblätter (=Nektarblätter), Nüsschen ohne Schnabel, nur ein voll entwickeltes Keimblatt) uneinheitlich bewertet (Damboldt 1974). Phänetische Untersuchungen über *Ranunculaceae* weltweit kamen zu unterschiedlichen Einschätzungen über die Eingruppierung des *Ficaria*-Aggregats als Subgenus (Tamura 1995), Section (Prantl 1887) oder als Gattung *Ficaria* (De Candolle 1824). Auch

Hudson (1822) und Reichenbach (1838–1839) stellen das Taxon in den Gattungsrang: *Ficaria calthaeifolia* Rchb. (Abb.5), *Ficaria verna* Huds., *Ficaria ranunculoides* Much.. Überwiegend wurde aber die Einstufung des Scharbockskrauts von Linné (1753) als Art der Gattung *Ranunculus* L. übernommen (*Ranunculus ficaria* L.) und alle in Europa vorkommenden Sippen des Aggregats als Subspecies von *Ranunculus ficaria* eingestuft. Eine detaillierte Behandlung von Taxonomie, Nomenklatur und Typifizierung des *Ficaria*-Aggregats erfolgte durch Sell

(1994) und Veldkamp (2015). Neuere Untersuchungen mit molekularphylogenetischen und phylogenetisch-kladistischen Methoden kamen übereinstimmend zum Ergebnis, dass die Gattung *Ficaria* eine früh vom *Ranunculus*-Stamm abgegliederte monophyletische Linie darstellt, die zusammen mit *Coptidium* eine abgegrenzte Gruppe (Klade) bildet (Emadzade et al. 2010, Hoot et al. 2008, Johansson 1998, Hörandl et al. 2005, Hoffmann et al. 2010, Paun et al. 2005).

Daraus ergibt sich nunmehr auch eine überzeugende molekulare Grundlage für die Positionierung von *Ficaria* als eigenständige Gattung innerhalb der Familie der *Ranunculaceae* und für eine entsprechende Revision der Nomenklatur. Die Exkursionsfloren für Deutschland (Jäger et al. 2013) und Österreich (Fischer et al. 2005, 2008) haben diese neuen phylogenetischen Erkenntnisse berücksichtigt und führen *Ficaria* jetzt folgerichtig im Gattungsrang. Die von Sell (1994) und Veldkamp (2015) definierten Taxa des *Ficaria*-Aggregates wurden umbenannt und die als Subspecies behandelten Taxa wegen Besonderheiten der Fortpflanzungsbiologie, morphologischen und ökogeographischen Unterschieden (siehe u.a. Fischer et al. 2008, Hörandl et al. 2006, Banfi et al. 2011) sowie teils auffällig unterschiedlicher nukleärer DNA-Gehalte (Zonneveld 2015) in den Artrang gestellt. Folgende *Ficaria*-Arten sind beschrieben:

I Mehrgliedrige Stängel, Brutknollen in den Blattachseln

1. *Ficaria verna* Huds. - [Synonym: *Ficaria verna* Huds. *subsp. verna*]

2. *Ficaria grandiflora* Robert [Synonym: *Ficaria verna* Huds. *subsp. ficariiformis* (F.W.Schulz) Soó]

II Mehrgliedrige Stängel, keine Brutknollen in den Blattachseln

3. *Ficaria ambigua* Boreau - [Synonym: *Ficaria verna* Huds. *subsp. fertilis* (A.R.Clapham ex Laegaard) Stace]

4. *Ficaria ficarioides* (Bory & Chaub.) Halácsy - [Synonym: *Ficaria verna* Huds. *subsp. ficarioides* (Bory & Chaub.) Veldk.]

5. *Ficaria chrysocephala* (P.D.Sell) Zonn., Galasso, Banfi & Soldano - [Synonym: *Ficaria verna* Huds. *subsp. chrysocephala* (P.D.Sell) Stace]

III Eingliedriger Stängel mit Blattrosette (keine axillären Brutknollen)

6. *Ficaria calthifolia* Rchb. [Synonym: *Ficaria verna* Huds. *subsp. calthifolia* (Rchb.) Rchb. ex Nyman]

Im Kaukasus und kaspischen Raum kommen zwei weitere Sippen vor, die *Ficaria calthifolia* ähneln.

7. *Ficaria fascicularis* C.Koch [Synonyme: *Ranunculus kochii* Ledeb. - *Ficaria verna* Huds. *subsp. kochii*] (Ledeb.) Veldk.

8. *Ficaria stepporum* P.A. Smirn.

Kurzcharakterisierung der *Ficaria*-Taxa (im Wesentlichen nach Sell 1994, Veldkamp 2015)

In Deutschland sind bisher nur *Ficaria verna* und – wie in dieser Arbeit beschrieben – *Ficaria calthifolia* nachgewiesen. *Ficaria verna* besitzt niederliegende, mehrgliedrige, verzweigte Stängel mit Brutknollen („Bulbillen“) in den Blattachseln (axilläre Knollen) und endständigen Blütenstielen. *Ficaria calthifolia* hat kurze, meistens unterirdisch bleibende, eingliedrige Stängel (siehe unten) mit einer terminalen Blattrosette und daraus hervorgehenden (meist blattlosen) Blütenstielen. *Ficaria ambigua* (vorwiegend aufrechte mehrgliedrige Stängel, keine Achselknollen) dringt atlantisch vom westmediterranen Raum über Frankreich, Belgien, Großbritannien und Irland isoliert bis nach Norddänemark und Südnorwegen vor und

könnte auch im Westen Deutschlands vorkommen. Die anderen *Ficaria*-Taxa (2, 4, 5) kommen hauptsächlich im Mittelmeerraum vor, die Taxa 7 und 8 im kaukasischen und kaspischen Raum.

Alle *Ficaria*-Pflanzen besitzen im Wurzelsystem ei-, zylinder- bis keulenförmige Speicherknollen. Alle Sippen entwickeln in unterschiedlichem Grad fertile Samen (Nüsschen) zur sexuellen Vermehrung. Bei *Ficaria verna* bleiben die meisten Nüsschen aber steril.

Der Chromosomensatz ist hauptsächlich diploid (Taxa 2, 3, 4, 6, 7, 8) oder tetraploid (Taxa 1, 5) (Pogan & Wcisło 1975, Dobeš et al. 1996, Zonneveld 2015, Veldkamp 2015). Der nukleäre DNA-Gehalt (ermittelt durch Propidiumjodid-Bindung und photometrische Bestimmung im Durchflusszytometer) zeigt auffällige Unterschiede, die zusätzlich zu ökogeographischen und morphologischen Aspekten eine Untergliederung in Species statt Subspecies begründet. *Ficaria calthifolia* wurde als diploide, triploide und pentaploide Form beschrieben (Pogan & Wcisło 1975, Greilhuber 1974 und pers. Mitt., Kästner & Fischer 2006, Zonneveld 2015). Tetraploide Sippen vom *Ficaria calthifolia*-Phänotyp wurden bisher noch nicht nachgewiesen. Aufgrund ihres nukleären DNA-Gehaltes wurden Pflanzen vom *Ficaria-verna*-Phänotyp aus Nord-Polen und Österreich als Sippen mit 4n-*Ficaria calthifolia*-Ursprung interpretiert (Zonneveld 2015 und persönliche Mitteilung).

Zielsetzung: Durch die Funde von *Ficaria calthifolia* in drei Bundesländern muss die Sippe als ein etabliertes Element der Flora Deutschlands eingestuft werden. Die nächsten Wuchsorte im geschlossenen südosteuropäischen Verbreitungsgebiet der Sippe liegen in Böhmen und Mähren, dem Burgenland und dem östlichen Niederösterreich westwärts bis in die Höhe von Wien (Kästner & Fischer 2006, Veldkamp 2015). Die Art ist möglicherweise noch ungenügend in Deutschland beachtet worden, weil die zur Verfügung stehenden Informationen in der einschlägigen Literatur teils widersprüchlich und inkomplett sind (Damboldt 1974, Fischer et al. 2008, Sell 1994; Tutin et al. 1993). Ziel dieser Veröffentlichung ist es, neben der Mitteilung der Funde, durch eingehende Beschreibung und Dokumentation von Morphologie, Jahreszyklus und Karyotyp den Kenntnistand über die Sippe zu erweitern und das Auffinden von *Ficaria calthifolia* zu erleichtern.

Material und Methoden

Informationen über den Jahreszyklus von *Ficaria calthifolia* wurden an verschiedenen markierten Pflanzen in den Parkanlagen von Würzburg und an zwei in Kultur genommenen Pflanzen erhoben (die sich auf acht Pflanzen in den Folgejahren vermehrten). Die Pflanzen wurden dazu in regelmäßigen Abständen untersucht und fotografiert. Zur Beobachtung der hypogäischen Abschnitte wurden kultivierte Pflanzen in Abständen ausgraben, dokumentiert und wieder zurück gepflanzt. Von einer Pflanze wurde Mitte Mai das Wurzelsystem in verschiedene Fragmente zerlegt: Teile von Wurzelstock (Rhizom) mit anhaftenden Wurzeln und Speicherknollen, einzelne am Rhizom abgetrennte, teils noch paarig zusammenhängende Speicherknollen. Diese Fragmente / Knollen wurden in Pflanztöpfe mit Gartenerde gepflanzt, in Halbschatten gestellt und gelegentlich befeuchtet. Keimung und Wachstum der gekeimten Pflanzen wurden dokumentiert. Die Bestimmung der Blütendurchmesser und Zahl der Kronblätter erfolgte bei voll geöffneten Blüten durch Fotografie mit angelegtem Zentimetermaß.



Abb.3 Aspekt von *Ficaria calthifolia* Typ2 (a–g) und Typ3 (h). In (c–d) sind Fruchtköpfe mit ausreifenden Nüsschen gezeigt.

Fig.3 Aspect of *Ficaria calthifolia* type2 (a–g) and type 3 (d). In (c–d) fruit heads with fully developed nutlets are depicted.

Chromosomenzählung: Zur Färbung von Chromosomen in der Metaphase des Zellzyklus eigneten sich junge Rhizomknollen. Diese wurde nach Entnahme 24 Stunden in Eiswasser gelegt, um eine Kondensierung der Chromosomen zu erreichen und die (energieabhängige) Anaphase zu unterdrücken. Dann wurden die Knollen in 0,5–1 mm dicke Scheiben zerschnitten und in Alkohol-Eisessig (3:1) für 24h bei Raumtemperatur fixiert. Anschließend wurden die Proben bei 4°C in 70% Ethanol bis zur Weiterverarbeitung gelagert. Zur Färbung wurden einzelne Stückchen mit 5n HCl für 1h bei Raumtemperatur mazeriert und nach 3 x Waschen mit destilliertem H₂O für 13 min mit 40% Giemsa-Lösung (verdünnt mit H₂O) gefärbt. Nach Absaugen überschüssiger Farblösung wurden Quetschpräparate angefertigt und die Deckgläser mit Nagellack rundum versiegelt. Die Präparate wurden mit 40er Objektiv untersucht und mit einer Panasonic DMC-TZ10 (Lumix) Digitalkamera durch Aufsetzen der Kameralinse auf das Okular fotografiert. Statistische Angaben werden als arithmetisches Mittel (MW) mit Standardfehler MW \pm SE und Anzahl der Messwerte (n) angegeben.

Ergebnisse

Morphologische Untersuchungen an *Ficaria vernalis*

Ficaria vernalis ist ein frühlingsgrüner (Halb)Rosetten-Kryptophyt mit verschiedenen Modifikationen, die in der Literatur teils unvollständig behandelt werden. Eine nach formalen Kriterien mögliche Einstufung als Halbrosettenpflanze beruht auf dem Vorhandensein von zwei verschiedenen Laubblatt-Gruppen, den Grundblättern und einer zusätzlichen oftmals gestielten Rosette von Stängelblättern. Die Erneuerungsknospen liegen stets > 2 cm unterirdisch (Kryptophyt / Geophyt).

Wurzelsystem (Abb.6) Es besteht aus drei Komponenten. 1. Wurzelstock (Rhizom), walzen- bis kegelstumpfförmig (3–8 mm hoch und breit, n=8 Pflanzen aus Kultur); 2. Wurzeln, fadenförmig verästelt bis 12 cm lang und 1 mm dick und 3. Speicherknollen, hellbraun, meist keulenförmig, zylindrisch bis eiförmig (bis 5cm lang und 0,5–1 cm dick). Die Speicherknollen des Rhizoms und die fadenförmigen Wurzeln zweigen vom Rhizom ab. Die Speicherknollen sind durch verjüngte Halsabschnitte (Cervix, 1–3 mm lang und 1 mm dick) mit dem Rhizom verbunden. Vorjährige Speicherknollen werden während der Vegetationszeit entspeichert (äußerlich sichtbare Schrumpfung, weichere Konsistenz) und sterben ab (auch für *Ficaria vernalis* beschrieben, Gadella 1977). Alle ausgesäten Mutterknollen, aus denen im Winterhalbjahr neue Pflanzen keimten, starben Ende April des Folgejahres ab und wurden durch neue Knollen ersetzt (Abb.8). Neue Speicherknollen sprossen bereits in der 2. Märzhälfte aus dem Rhizom hervor. Sie sind zunächst stabförmig dünn (ca. 2 mm dick) mit einer leicht verdickten Spitze. Wenn die stabförmigen initialen Knollen auf annähernd endgültige Länge den Boden durchdrungen haben, setzt das Dickenwachstum ein. Von diesem bleibt der Halsabschnitt am Übergang zum Rhizom ausgespart. Die Erneuerung der Knollen kommt im Mai zum Abschluss. Dann verschwinden auch die Wurzeln. Nach einer sommerlichen Ruhephase setzt Ende September die neue Vegetationsperiode mit Auswachsen von Wurzeln und Austrieb erster Blätter (November / Dezember) ein.

Stängel Ein Wurzelstock trägt 1–2(3) kurze (monosegmentale) Stängel (Abb.5–7). Die Stängel der Typ1-

Pflanzen sind überwiegend 1–5 cm lang und 2–3 mm dick, bleiben zunächst vollkommen unterirdisch (hypogäischer Stängel) und können während der Anthese teilweise bis zu 4 cm aus dem Boden herauswachsen (epigäischer Stängelabschnitt). Der Stängel von *Ficaria vernalis* besitzt nur einen sichtbaren Stängelknoten am Ende des kurzen Stängels. In ihm verbirgt sich der gestauchte Spross mit mehreren nicht sichtbaren Knoten. Von diesem Knotenkomplex entspringen die 2–7(8) Rosettenblätter und 1–3 überwiegend blattlosen Blütenstiele (Pedicelli). Stängel und Blütenstiele sind (einläufig) röhrenförmig mit in den Hohlraum vorspringenden Falten (angedeutet sternförmiger Hohlraumquerschnitt mit 6 Falten). In den Kanten der inneren Stängelfalten verläuft je ein kräftiges Leitungsbündel.

Blätter bilden eine homogen erscheinende Blattrosette aus, die bei Pflanzen mit 2 Stängeln (Sprossachsen) aus bis zu 18 Blättern bestehen kann, bei Pflanzen mit einem Stängel aus 6–8 Blättern (Abb.5, 7). Bis zu 4 der Blätter sind Grundblätter. Diese entspringen direkt aus dem Rhizom. Die vier unteren Stängelblätter der Blattrosette (äußeres und inneres Paar) sind meistens kreuzgegenständig angeordnet. Die Grund- und Rosettenblätter bestehen aus Blattstiel (3,5–7 (9) cm lang) und Spreite (2–3,5 cm lang). Die Länge des Blattstiels variiert mit dem Grad der Beschattung u.a. durch die Begleitvegetation. Bei mäßig beschatteten Typ1-Pflanzen ist der Stiel der Stängelrosettenblätter durchschnittlich $5,74 \pm 0,25$ cm (n=20), die Spreitenlänge $2,52 \pm 0,92$ und Spreitenbreite $2,33 \pm 0,12$ cm (n=25) lang. Bei Typ2 sind Spreitenlänge ($3,60 \pm 0,22$; n=12) und Spreitenbreite ($3,04 \pm 0,25$ cm; n=12) um ca. 1 cm länger und 0,8 cm breiter. Der Stängeldurchmesser in Stängelmittle beträgt bei Typ1 im Mittel $1,73 \pm 0,07$ mm ($0,13$ – $0,23$ mm; n=19) und bei Typ2 $2,63 \pm 0,02$ mm ($0,24$ – $0,32$ mm; n=12). Die Stielbasis ist breit geflügelt. Sie umfasst den Stängel zur Hälfte bis zwei Drittel oder im Fall mancher Grundblätter die Stängelbasis vollständig (partiell bis komplett amplexicaul). Aus dem Rhizom kommen noch 1–2 zu Scheiden reduzierte Grundblätter dazu, deren Spitzen an die Bodenoberfläche gelangen können (grüne Spitze). Die Blattstiele besitzen im geflügelten Abschnitt oberseits eine Rinne. Diese verengt sich nach distal (spreitenwärts). Die Blattstiele sind von der Basis zur Spreite doppelläufig hohl: der Hohlraum wird durch eine Scheidewand (medianes Blattstielseptum) in zwei parallel verlaufende longitudinale Röhren unterteilt. Die Spreitenform der Grund- und Rosettenblätter von *Ficaria vernalis* ist breit halboval, stumpf herzförmig, meistens mit bis 1 cm tiefer enger Bucht am Stielansatz (Stielbucht). Die flankierenden Basallappen (Öhrchen) der Bucht berühren oder überlappen sich bei enger Stielbucht oftmals. Bei den Typ2-Pflanzen besitzen viele Blätter ein schwärzliches Fleckenfeld im Blattzentrum beidseits der Mittelrippe. Ähnliche schwarze Blattmuster kommen nicht selten auch bei hiesigen *Ficaria-vernalis*-Pflanzen vor (Abb.10c).

Blattrand Er ist leicht ausgerandet mit schwach ausgeprägten, stumpfwinkligen bis rundlichen Einbuchtungen / Kerben. Die Hauptblattnerve enden am Blattrand in einer endständigen Aufhellung (Hydathode), häufig in seichten Einbuchtungen, wie von Fischer et. al. (2008) hervorgehoben. Bei etwas tiefer gekerbten Blättern liegende Hydathoden oft auch auf rundlichen bis spitzlichen Zähnen. Aber auch Blätter mit ausschließlich auf den Zahnsitzen liegenden Hydathoden kommen vor. Als

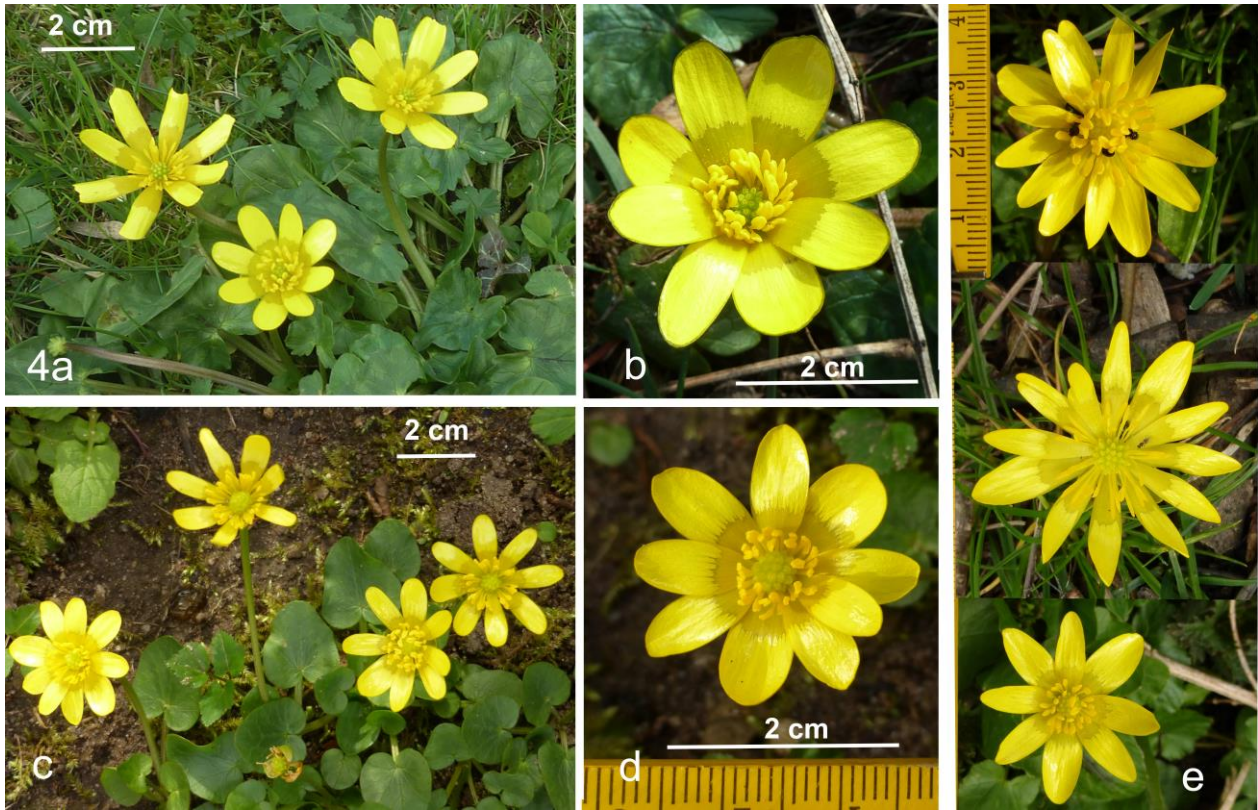


Abb.4 Gegenüberstellung von Blüten von *Ficaria calthifolia* Typ2 (a, b), Typ1 (c, d) und *Ficaria verna* (e)
 Fig.4 Comparison of flowers of *Ficaria calthifolia* type2 (a, b), type1 (c, d) and *Ficaria verna* (e)

Unterscheidungskriterium zu *Ficaria verna* ist die Lage der Hydathoden deshalb wenig aussagekräftig. Zusätzlich besitzen die Blätter kleine (< 1 mm) spaltförmige Einschnitte (marginale Blatt-Inzisuren), die keine Hydathoden an ihrer Basis besitzen (siehe dagegen Abb.4 in Kästner & Fischer 2006, in welcher Hydathoden an der Basis der Inzisuren als typisch für *Ficaria calthifolia* eingezeichnet sind).

Blütenstiele (Abb.5, 7, 10) Die 1–3 Blütenstiele / Fruchtstiele pro Rosette sind bis zu 8 cm lang, etwa so dick (oder etwas dünner) wie die Blattstiele der jeweiligen Typen und sind röhrenförmig (einläufige Röhre). Sie können dadurch bei abgefressenen / abgemähten Exemplaren von den Blattstielen (doppelläufige Röhre) unterschieden werden (Abb.10b). Die Blütenstiele der Typ2-Pflanzen sind frei von Hochblättern, die der Typ1-Pflanzen sind überwiegend blattlos (56,5 %; n=69) und erfüllen die Definition eines Pedicellus (blattloses Stängelsegment oder Ast mit endständiger Blüte). In Würzburg enthielten 28% der Blütenstiele 1 Hochblatt (n=19). Von 69 untersuchten Blütenstielen zufällig ausgesuchter Typ1-Pflanzen an der Elbe bei Riesa und Mühlberg waren 56,5 % ohne Hochblätter (Pedicelli), 43,5% trugen 1–3 Hochblätter (14,5% ein Blatt, 21,7% zwei paarig gegenüberliegend angeordnete Blätter, 7,3% 3 wirtelig angeordnete Blätter). Die Hochblätter sind gestielt länglich-eiförmig (Spreite 0,8–2,1 cm lang) oder rundlich schwach bis grob gezähnt. Der Stängelabschnitt zwischen Stängelknoten und dem Hochblattknoten am Blütenstiel kann als ein zusätzliches Stängelsegment gewertet werden, von dem der eigentliche, blattlose Blütenstiel (Pedicellus) ausgeht. Wegen der mehrheitlich blattlosen Blütenstiele wurde die Sippe von Kerner (1863) als *Ficaria nudicaulis* („Nackstängel-Scharbockskraut“) bezeichnet. Die Blütenstiele neigen sich nach dem Verblühen nach unten, verlängern sich noch weiter und ragen dann in der Regel einige cm seitlich

aus der Blattrosette heraus. Dort fallen die Nüsschen zu Boden (kollaterales Wachstum der Pflanze / Pflanzengruppe). Mit fortschreitender Fruchtreife krümmen sich die Enden vieler Fruchtstiele teils anghakenartig nach unten (vereinzelt auch bei *Ficaria verna*) (Abb.3c–d, 7, 9 f).

Blüten (Abb.1–4) Die ersten Blüten sind größer als die späteren Blüten. Bei den Typ1-Pflanzen sind die Blüten kleiner (2,3–3,2 cm; $2,66 \pm 0,12$; n=31; 1. Aprilwoche) als bei den Typ2-Pflanzen (3,2–4,1 cm; $3,72 \pm 0,12$; n=33; 1. Aprilwoche). Die Blüten von *Ficaria verna* stehen größenordnungsmäßig zwischen den beiden Typen (1,9–4,2 cm; $2,96 \pm 0,155$; n=72; 1. Aprilwoche). In Würzburg besitzen die Typ1- und Typ2-Pflanzen (n=52) länglich-ovale Kronblätter mit abgerundeten Spitzen. Die Kronblätter überlappen sich anfänglich in der basalen Hälfte. In den Folgetagen werden sie länger und schmäler und überlappen sich schließlich nicht mehr (Abb.1c, 3g, 4a,c). Die Unterseite der Kronblätter der Typ1-Pflanzen ist durchgehend gelb bis gelb-blassgrünlich, die der Typ2-Pflanzen gelb mit kräftiger grünem bis bräunlich grünem Spitzendrittel und oft einem schmalen dunkelgelben (gelbgrünlichen) Saum auf der Oberseite (Abb.3–5). Die Oberseite ist gelb mit dunkelgelber Basis, die durch eine gezackte Grenzlinie einige mm oberhalb der gelben Staubblätter scharf abgesetzt ist. Die Zahl der Blütenblätter beträgt 8,1 bei Typ1 (8, vereinzelt 9) und 8,0 bei Typ2. Für Österreich wird die Zahl der Kronblätter mit meistens mehr als 8 (8–13) angegeben (Kästner & Fischer 2006). Die Aufblühphase begann bei den meisten Pflanzen seit 2014 um den 10. März, teils (bei milder Witterung 2016) schon im Februar und liegt durchschnittlich zeitlich etwa 14 Tage vor der Hauptblühphase benachbarter *Ficaria-verna*-Pflanzen.

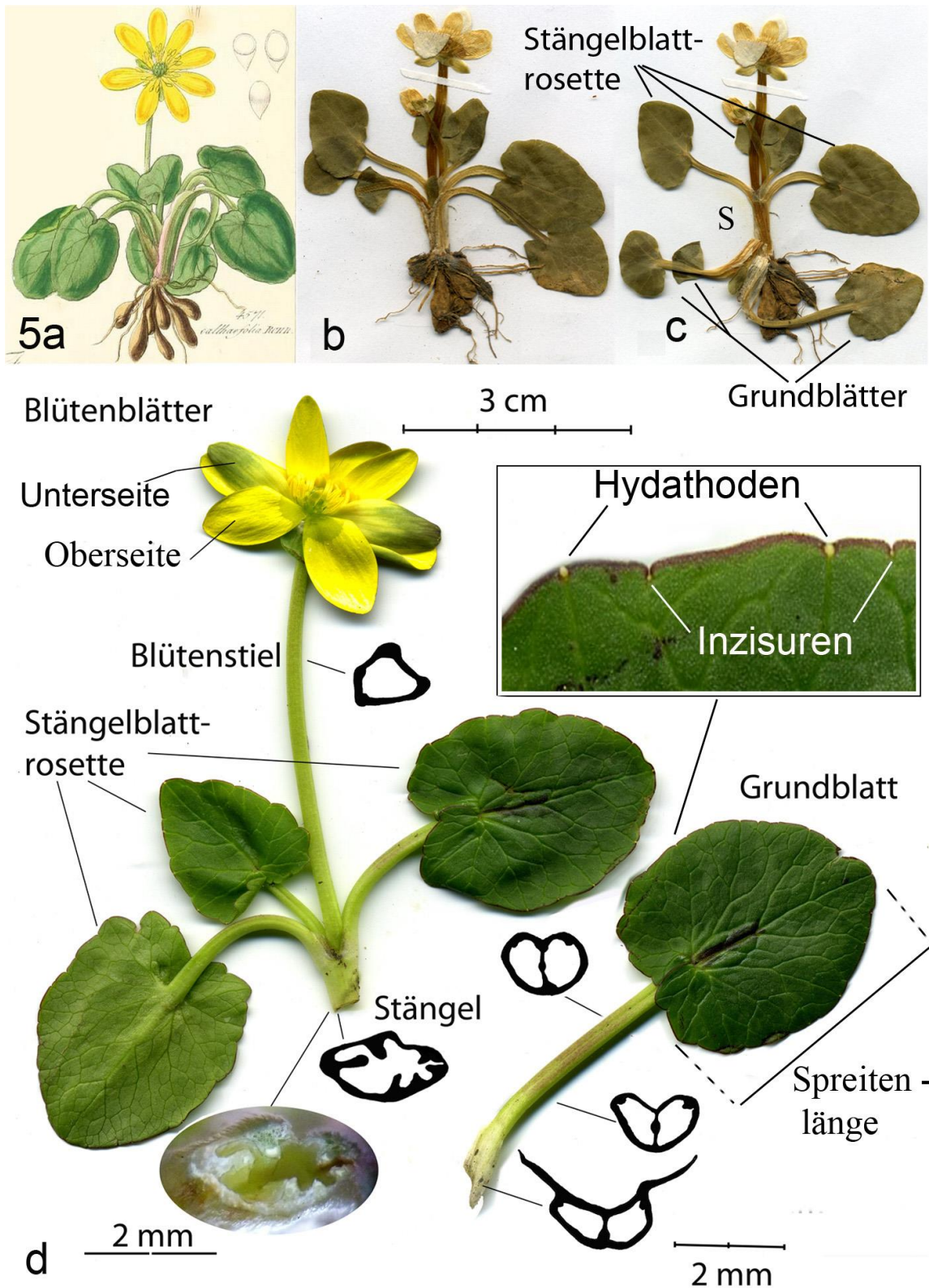


Abb.5 Anatomie von *Ficaria calthifolia*. (a) Abbildung in Reichenbach (1838–1839), (b, c) herbarisierte Pflanze aus Eger/Ungarn vor (b) und nach (c) Abklappen der Grundblätter, um den kurzen Stängel (S) und die vom terminalen Stängelknoten ausgehenden Rosettenblätter sichtbar zu machen. (d) Pflanze aus Würzburg am Stängel in Erdbodenhöhe abgeschnitten mit einem aus dem Boden gezupften Grundblatt. Querschnitte durch Stängel, Blüten- und Blattstiel sind als Konturen von Querschnittsfotografien dargestellt

Fig.5 Anatomy of *Ficaria calthifolia*. (a) Figure from Reichenbach (1838–1839), (b, c) herbarium specimen from Eger (Hungary) before (b) and after (c) downward deflection of ground leaves to reveal the short stem with its terminal node and rosette leaves emanating from the node. (d) Specimen from Würzburg cut on ground with a ground leaf pulled out of the ground. Cross sectional profiles of stem, peduncle and pedicel generated from photographs are also shown

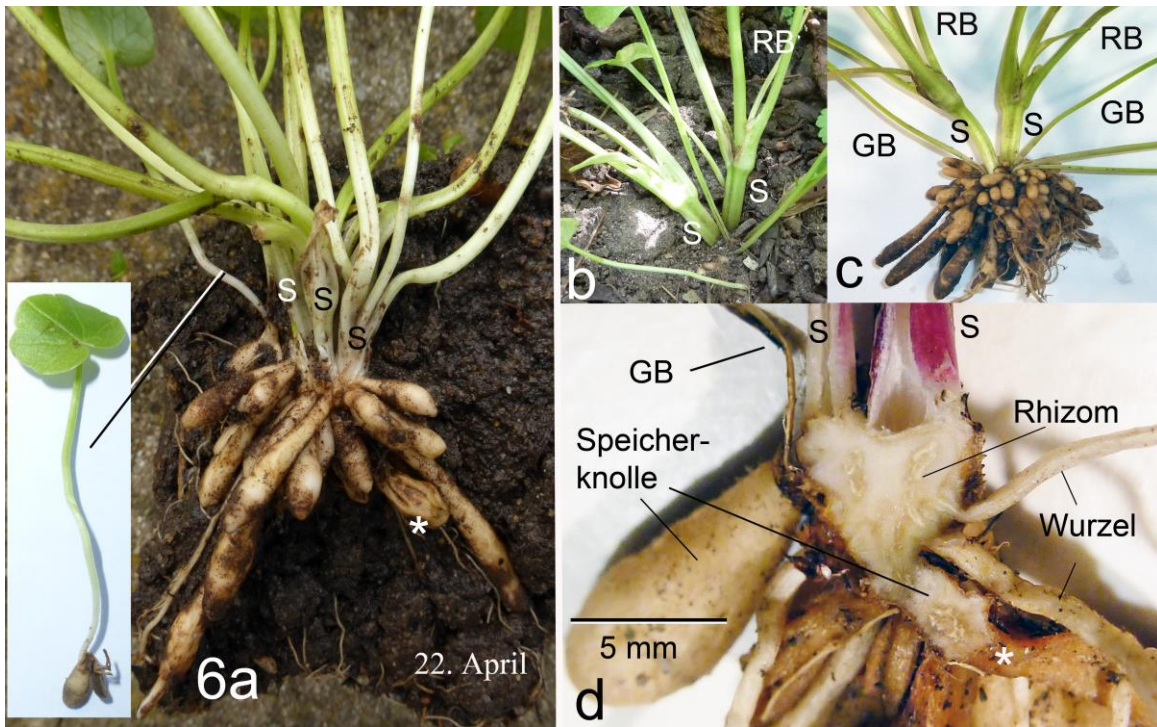


Abb.6 Wurzelsystem von *Ficaria calthifolia*. In (a) ist das Wurzelsystem einer wiederholt ausgegrabenen und halbseitig von Erde befreite Pflanze gezeigt von der eine Jungpflanze isoliert wurde, die aus einer abgelösten (gesprosseten) Knolle entstanden ist (experimenteller Ansatz siehe Text). (b, c) Pflanze vor und nach Ausgrabung mit epigäischem Stängelabschnitt. Der Schnitt durch das Rhizom in (d) stammt aus Schutzgründen von *Ficaria verna*. (*) Absterbende Knollen, Abkürzungen siehe Abb.7

Fig.6 Root system of *Ficaria calthifolia*. (a) Depicts the root system of a cultivated plant that was repeatedly dug out and freed of soil on one side. A plantlet is shown that emerged from a tuber detached (sprouted) from the root stock (for experimental design see text). (b, c) Plant before and after removal from ground displaying epigeal segments of stem. Longitudinal section through rhizome in (d) was prepared from *Ficaria verna*. (*) Shrinking / decaying tubers. Abbreviations, see Fig.7

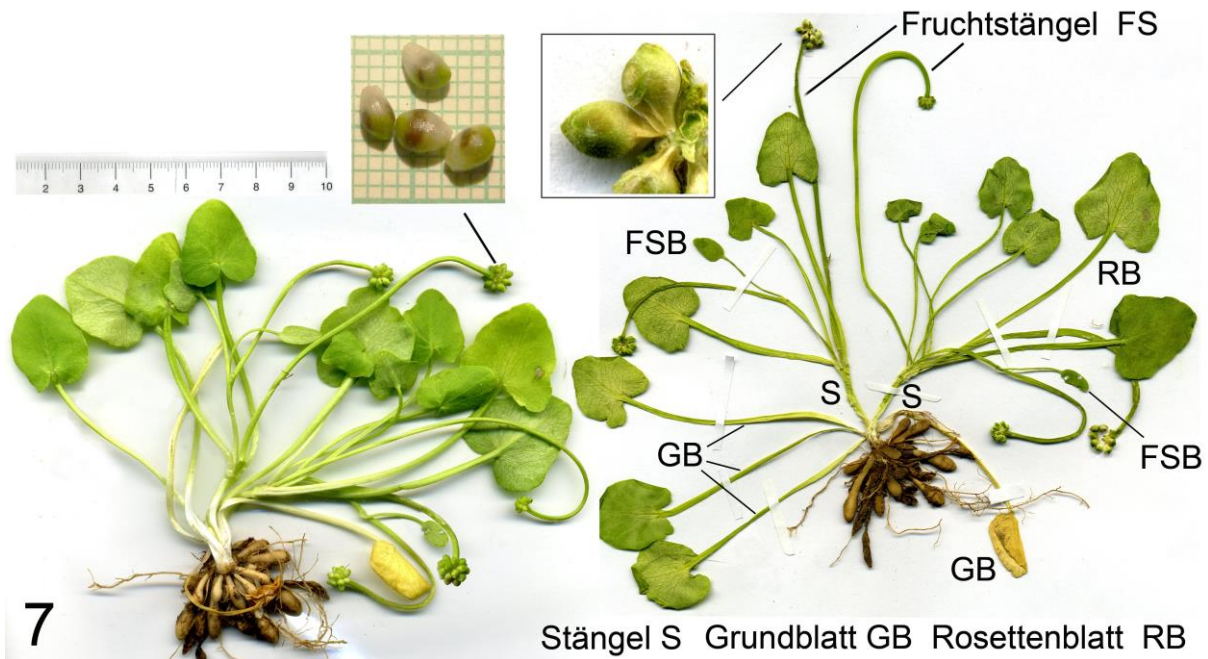


Abb.7 Pflanze (Typ1) mit zwei Stängeln, frisch nach Entnahme (a) und als Herbar-Exemplar (b). Zwei Fruchtsängel besitzen ein Hochblatt (Fruchtsängelblatt, FSB). In Abb.12 ist ein Wuchsformschema dieser Pflanze gezeigt

Fig.7 Type1 plant with two separate stems photographed immediately after removal from ground (a) and as herbarium specimen (b). Two flower stalks contain reduced leaves with petiole (FSB). This specimen is illustrated schematically in Fig.12

Früchte *Ficaria calthifolia* ist fertil und besitzt bis zu 26 ca. 3–4 mm lange und 2,5–3 mm breite, eiförmige Nüsschen ohne deutlichen Schnabel. Die Nüsschen sind wie die von *Ficaria verna* mit hellen einfachen Haaren besetzt (Abb.1d, 3d, 10). Die Typ2-Pflanzen entwickelten 2014–2016 nur 0–3 größere, reif erscheinende, behaarte Nüsschen pro Fruchtstand (Abb.3c). Die Typ1-Pflanzen in Würzburg entwickelten 2015 durchschnittlich 7,4 (1–19) voll entwickelte Nüsschen, 43% der Fruchtstände blieben steril (n=14). Von 37 Fruchtstielen zufällig ausgesuchter Pflanzen in Mühlberg / Brandenburg und Nünchritz / Sachsen trugen 70,2% durchschnittlich $14,04 \pm 1,32$ Nüsschen (max. 26), 29,8 % waren steril. Die Fruchtstände sind annähernd kugelförmig mit bis zu 1 cm (0,6–0,97 cm) Durchmesser.

Modifikationen (Abb.10b) Wird *Ficaria calthifolia* durch Erdüberlagerung (z.B. durch Maulwurfhügel oder Übersandung nach Regengüssen) überschüttet, können sich vom 1. (terminalen) Stängelknoten 1–3 blattragende Stängel (Blütenstiele mit großen Blättern) mit einem 2. Internodium entwickeln, die an die Erdoberfläche gelangen (adaptive Plastizität). An dem (ersten) Knoten des (hypogäischen) Stängelabschnitts können axilläre Knollen wie bei *Ficaria verna* auswachsen, was als ein Versuch der Pflanze interpretiert werden kann, sich durch Höherverlagerung des Wurzelsystems an die veränderte Bodenmorphologie anzupassen.

Chromosomen

Quetschpräparate von jungen Speicherknollen erbrachten die besten Resultate. Für Typ1-Pflanzen standen mehrere geeignete Metaphasenpräparate ohne nennenswerte Überlagerung von Chromosomen zur Verfügung. Die Chromosomenzahl betrug 16 Chromosomen (Abb.11a), was in voller Übereinstimmung mit Angaben in der Literatur über den diploiden Chromosomensatz von *Ficaria calthifolia* steht (Greilhuber 1974, Pogan & Wcisło 1975, Dobeš et al. 1996). Typ2-Pflanzen wiesen deutlich mehr Chromosomen auf. Wegen Überlagerungen konnten nur in wenigen Präparaten die Chromosomen weitgehend verlässlich mit rund 24 Chromosomen gezählt werden (Abb.11b). Das entspricht einem triploiden Chromosomensatz. Die Typ3-Pflanzen wiesen deutlich über 30 Chromosomen auf. Die genaue Zahl (geschätzt um die 40 Chromosomen) konnte wegen Fehlens geeigneter Präparate nicht bestimmt werden. DNA-Messungen der Pflanzen mittels Durchflusszytometrie bestätigen diploide (Typ1), triploide (Typ2) und annähernd pentaploide (Typ3) Genome. Zwei untersuchte Pflanzen aus dem Elbegebiet (Mühlberg und Nünchritz) waren ebenfalls diploid (Drenckhahn & Zonneveld in Vorbereitung).

Wuchsorte

Ficaria calthifolia wächst in Würzburg bevorzugt auf (teils voll besonnten) Grasflächen (Rasen), wo die Typ2-Pflanzen teilweise größere Horste von 15–20 cm Durchmesser bilden (Abb.3). Einige Typ1-Pflanzen wachsen in sandigen, gestörten Flächen am Mainufer und lückigen Stellen im Schatten von Bäumen (Abb.1–2). Kästner und Fischer (2006) beschreiben als Wuchsorte für Österreich „wohl primär in lichten, trockenen collinen Eichenmischwäldern, jedoch besonders auch in tiefgründigen Halbtrockenrasen, pannonischen Wiesensteppen und auffallenderweise auch in Kunstrasen (Ansaatrasen) der Siedlungsgebiete“. *Ficaria verna* wächst dagegen auch üppig auf nackten Bodenstellen schattiger Bereiche und Stellen mit größerer Bodenfeuchte wie

Gewässerufer und Feuchtwiesen. Die Wuchsorte beider Sippen überschneiden sich in Würzburg, weshalb Typ1-Pflanzen im „Blütenmeer“ der *Verna*-Pflanzen auch leicht übersehen werden können.

Vegetative Vermehrung von *Ficaria calthifolia* durch Speicherknollen des Wurzelsystems

Die Translokation von *Ficaria calthifolia* über mehrere hundert km nach Deutschland wirft die Frage auf, ob intakte Pflanzen oder auch Teile von diesen zur Fernansiedlung tauglich sind.

Die Nüsschen von *Ficaria calthifolia* sind fertil (durch eigene Aussaatexperimente bestätigt). Um zu prüfen, ob Fragmente des Wurzelsystems von *Ficaria calthifolia* zu kompletten Pflanzen regenerieren können, wurde eine Pflanze ausgegraben, das Wurzelsystem in verschiedene Fragmente zerlegt und Mitte Mai in Töpfe gepflanzt (siehe Material und Methoden).

Aus den meisten Speicherknollen und Fragmenten des Rhizoms mit anhängenden Speicherknollen hatten sich bis Mitte Oktober und Anfang Dezember neue Triebe entwickelt. Stets wurde zunächst ein Grundblatt sichtbar (Abb.8c), dem in Tagen oder Wochen ein zweites folgte (Abb.8b). Wurzeln entwickelten sich aus dem Keimling-Segment unmittelbar oberhalb der Mutterknolle. Die Erfolgsquote der Entwicklung eines Triebes betrug bei den gepflanzten Speicherknollen 75%, bei den drei Rhizomfragmenten mit Knollen 67% (2 von 3). Die nachträgliche Analyse der fotografierten Knollen ergab, dass zwei der vier nicht gekeimten Knollen Schrupfungszeichen trugen (vorjährige absterbende Knollen, siehe oben). Bei Abzug dieser Knollen beträgt der Keimungserfolg 87,5%. Ab Mitte März wuchsen neue Speicherknollen aus dem 1. sichtbaren Knotenbereich des Keimlingstriebes hervor, von dem die Grundblätter ausgehen und erreichten Ende April bis 4 cm Länge. Parallel setzte die Involution (Schrumpfung) der Mutterknollen ein, die alle bis Mitte Mai abgestorben waren (Abb.8d, e). Nach Absterben der Mutterknolle und der Wurzeln (sommerliche Ruhephase) wuchsen im Herbst neue Wurzeln aus dem definitiven Rhizom aus (Beginn der neuen Vegetationsperiode)

Als Quelle der vegetativen Vermehrung und Erneuerung von *Ficaria* in situ werden auch vom Rhizom abgegliederte Knollen diskutiert, die Ausgang für neue Pflanzen in direkter Nachbarschaft sein sollen. Um das zu prüfen, wurde eine der kultivierten Würzburger Typ1-Pflanzen in Mai ausgegraben und der Wurzelstock gründlich von Erde und von möglichen anhängenden freien Knollen und Nüsschen in einem Wasserbad befreit. Die Blütenstängel wurden im Folgejahr und darauf folgenden Jahr abgeschnitten, um eine Bildung neuer Pflanzen durch Nüsschen zu verhindern. Im dritten Jahr wurde die Pflanze erneut Mitte April ausgegraben und das Wurzelsystem untersucht. Es zeigten sich zwischen den Knollen des Wurzelsystems vier kleine Pflanzenkeime, die von jeweils einer kleinen Rhizomknolle ausgingen. Die Pflänzchen waren im Frühjahr hervorgewachsen. Wie die Abschnürung (Abstoßung) der Knollen vom Rhizom zustande kommt, bleibt unbekannt.

Diese Ergebnisse zeigen, dass *Ficaria calthifolia* sich vegetativ aus Speicherknollen des Rhizoms entwickeln kann. Vereinzelt (Abschnürung) von Knollen zur Regeneration von Pflanzen und Verschleppung von Knollen über den Wasserweg und andere Vektoren erscheinen demzufolge für eine Fernansiedlung von *Ficaria calthifolia* auszureichen.

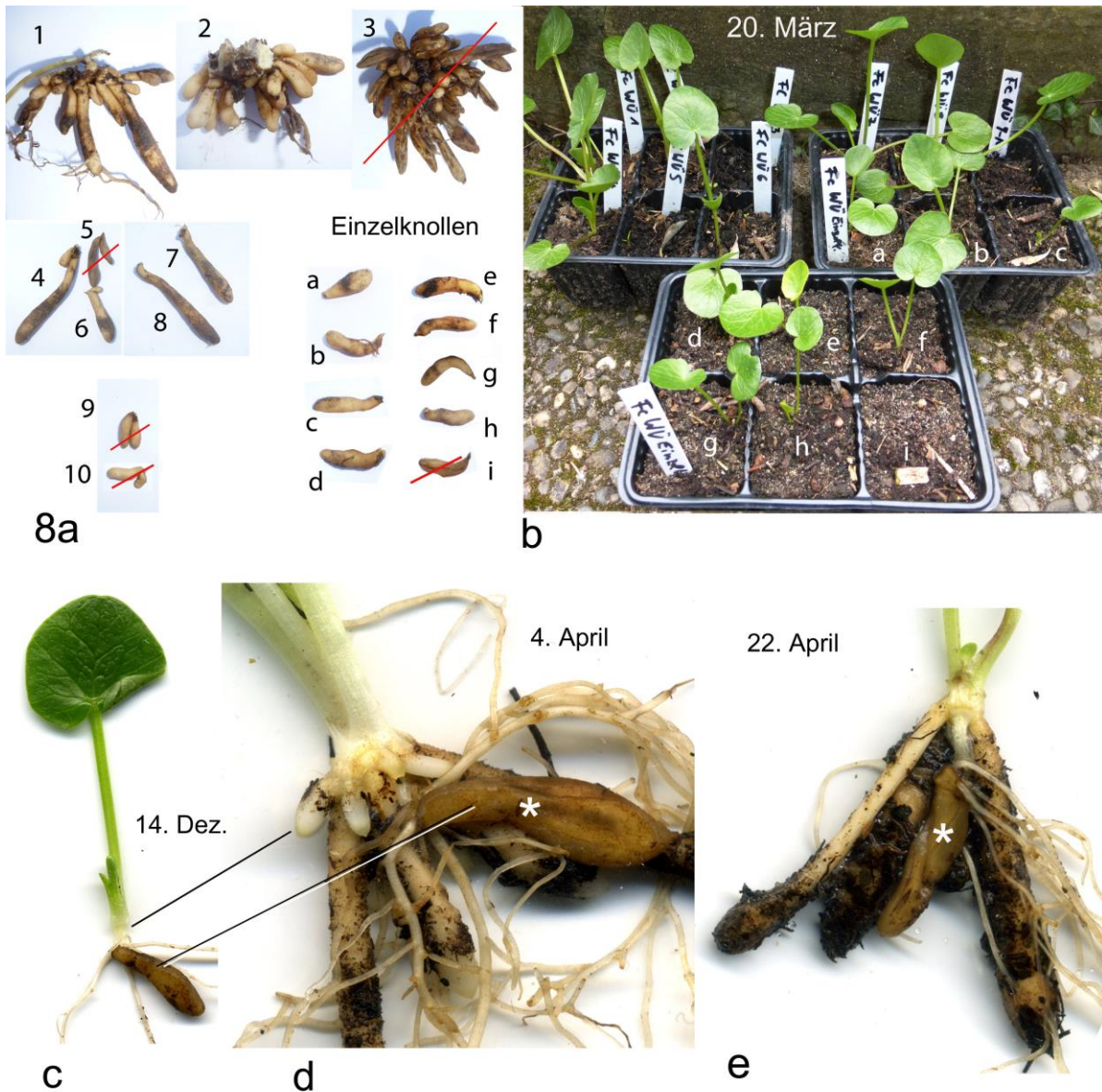


Abb.8 (a, b) Aussaatexperimente von Speicherknollen und Fragmenten des Rhizoms. Die sterilen Fragmente sind durchgestrichen (siehe Text). (c–e) Vitalfotografien von Pflanzen, die sich aus verpflanzten einzelnen Knollen entwickelt haben. Die Pflanzen c und d sind identische Individuen, dokumentiert am 14. Dezember und am 4. April. Im Knotenbereich, aus dem das 1. Grundblatt hervorgeht, entsteht das definitive Rhizom mit auswachsenden Knollen. Die Wurzeln verbleiben zunächst am Initialsegment des Keimlings unmittelbar oberhalb der Mutterknolle (*), die im April schrumpft und dann abstirbt (e). Ende September wachsen neue Wurzeln aus dem definitiven Rhizom hervor

Fig.8 (a, b) Development of plants from tubers and rhizome fragments sown mid-May and inspected in March next year. Samples that did not promote sprouts are crossed out (red lines); for details see text. Young plants in (b) and (c) that developed from tubers were dug out twice and photographed. The definite (secondary) rhizome with outgrowing tubers develops from the first leaf bearing node of the stem. Roots remain immediately above the mother tuber (*) that shrinks and dies off during April / May (e). After dormant period in summer the new vegetation period begins end of September with outgrowth of new roots from the definite rhizome

Jahreszyklus

Die Würzburger Pflanzen treiben größtenteils bis Mitte Dezember ein oder zwei Grundblätter. Die ersten Pflanzen in Kultur nahe der Hauswand des Verfassers in Würzburg hatten bereits in der ersten Februarwoche 2016 Blüten getrieben, die aber geschlossen blieben (Nachfröste und wenig Sonne). Die erste Blüte in den Parkanlagen erschien am 5. März. Ab dem 10. März (kalter März mit regelmäßigen Nachfrösten) waren zunehmend einzelne Blüten

verschiedener Pflanzen erschienen. Ende März waren die meisten Pflanzen aufgeblüht. Die letzten Blüten wurden 2016 am 21. April beobachtet. Die Massenblüte von *Ficaria verna* erfolgt an den *Calthifolia*-Wuchsorten in Würzburg zeitlich um etwa 14 Tage später ab Ende der ersten Märzwoche. Einzelne *Ficaria verna*-Exemplare blühten aber auch schon um Mitte März auf. Ab Mitte Mai verwelken die *Calthifolia*-Pflanzen.



Abb.9 Aspekt von *Ficaria verna* in Würzburg mit einem (a) und zwei (d-f) basalen Stängelsegmenten (Stämmen). Aus diesen gehen (vom noch unterirdischen Knoten) 1-3 Hauptstängel hervor (d). Beachte die anthocyangefärbten unteren Stängelsegmente. Eine initiale Brutknolle in einer aufgeklappten Blattachsel ist in (c) gezeigt. (e) Ansicht auf das Wurzelsystem von unten mit zahlreichen absterbenden vorjährigen Speicherknollen. (g) Aufsicht auf eine Pflanze mit sternförmig abgehenden Hauptstängeln (HS)

Fig.9 Aspect of *Ficaria verna* from Würzburg one (a) and two (d-f) basal stem segments that give rise (from an underground node) to 1-3 main stems (Hauptstängel, HS) (d). Note anthocyan-coloured proximal stem segments (d, f, g). In (c) the petiole base was deflected to reveal an initial axillary tuber (bulbil). (e) Aspect of root system from below displaying several dying (shrunken) tubers. (g) View from above on a plant with three main stems (HS) deflecting in different directions (star shaped aspect)

Feldkennzeichen

Die Typ2-Pflanzen bilden Gruppen mit auffällig großen Blüten (>3,5 cm). Die Typ1-Pflanzen sind weniger auffällig, weil sie sich durch Blüte und Blattgröße kaum von *Ficaria verna* im Umfeld unterscheiden. Das ist vielleicht ein Grund, weshalb *Ficaria calthifolia* bisher in Deutschland nicht beobachtet wurde. Wichtigstes Merkmal im Feld sind die ca. 10 cm breiten Blattrosetten mit aufrechten Blütenstängeln, die aus der Mitte der Rosetten entspringen und zu ca. 60% kein Hochblatt tragen (Tab. 1). Blüten um Mitte März können als Hinweis auf *Ficaria calthifolia* dienen.

In Deutschland ist *Ficaria calthifolia* vor allem von *Ficaria verna* abzugrenzen (keine andere *Ficaria*-Sippe ist bisher in Deutschland nachgewiesen).

Stängel: *Ficaria calthifolia* besitzt 1–2 zumeist hypogäische, kurze (bis 7 cm) aufrechte Stängel mit endständiger Stängelblattrosette. Die Stängel von *Ficaria verna* sind dagegen bis 25 cm lang, niederliegend und ohne Blattrosette. Meistens entspringen vom ersten Knoten des basalen Stängelsegments (Stängelstamm) knapp unterhalb der Bodenoberfläche 2–3(4) Stängel (Fortsetzung des Hauptstängels und 2–3 weitere Stängel), die sich andeutungsweise sternförmig in verschiedene Richtungen anordnen und um 90 Grad nach außen krümmen, um sich seitwärts am Boden oder in Bodennähe auszubreiten (Abb.9). Der Hauptstängel entwickelt sich schneller und blüht zuerst. Er kann später aber nicht mehr sicher von den anderen Stängeln unterschieden werden, so dass die 2–3 (4) vom 1. Knoten ausgehenden Stängel im Folgenden als Hauptstängel bezeichnet werden. Die Hauptstängel besitzen 2–5 blatttragende Knoten / Internodien mit abzweigenden mehrgliedrigen (mehrknotigen) Nebenstängeln, die ihrerseits noch 1–3-gliedrige Äste entwickeln können. Die Haupt- und meisten Nebenstängel besitzen endständig aufwärts gebogenen Blütenstiele mit endständiger Blüte. An Knoten mit Erdkontakt von *Ficaria verna* wachsen oft Wurzeln aus. Die unteren Stängelabschnitte mit Blattstielbasen von *Ficaria verna* sind meistens mehr oder weniger stark rotviolett (Anthocyan) gefärbt. Bei *Ficaria calthifolia* sind alle Triebabschnitte grün, lediglich die Pedicelli der Typ2-Pflanzen können bräunlich gefärbt sein.

Axilläre Brutknollen: In fortgeschrittenen Entwicklungsstadien bildet *Ficaria verna* zahlreiche bis 8 mm große Brutknollen in den Blattachseln aller Stängelblätter aus. In früheren Entwicklungsstadien (Anfang April) treten die Brutknollen oft schon als stecknadelkopfgröße, weißliche Knöllchen in den Achseln abgeklappter Stängelblätter in Erscheinung (Abb.9c).

Blüten: Die Kronblätter von *Ficaria verna* sind im Vergleich zu *Ficaria calthifolia* oft schmaler (ohne wesentliche seitliche Überlappung), spitzer und oft zahlreicher (8–14; $8,81 \pm 0,107$; $n=110$) mit oftmals schüsselförmig nach oben gekrümmten Rändern und kapuzenförmigen Spitzenabschnitten. Es gibt aber viele *Ficaria-verna*-Exemplare mit Blütenmerkmalen wie die von *Ficaria calthifolia*, so dass die Blütengröße (siehe oben) und die Form der Kronblätter als Erkennungsmerkmale (Ausschlussmerkmale) nicht eindeutig sind.

Nüsschen: Die Nüsschen von *Ficaria verna* bleiben mehrheitlich kryptisch mit 0–5 voll entwickelten Nüsschen (2,5–4 mm) pro Fruchtstand. Aber es gibt auch Ausnahmen von Pflanzen mit bis zu 18 voll entwickelten (behaarten) Nüsschen pro Fruchtstand und kugelförmigen ca. 1cm großen Fruchtständen (Abb.10) wie bei *Ficaria calthifolia*. Die Nüsschen sind spitzer als die von *Ficaria calthifolia*. Abb.12 zeigt Wuchsformschemata von drei Pflanzen, die in Abb.4, 5 und 7 im Original abgebildet sind.

Intermediäre Formen

Kästner und Fischer (2006) zufolge gibt es in Österreich hybridogene Pflanzen, die zwischen *Ficaria calthifolia* und *Ficaria verna* vermitteln. Eine nähere Beschreibung dieser Sippen wird nicht gegeben. Auch in den Würzburger Parkanlagen wurden habituell intermediäre Formen gefunden. Die intermediären Pflanzen blühen wie *Ficaria calthifolia* bereits in der ersten Märzhälfte, bilden wie *Ficaria calthifolia* horstartige Bestände in Rasenflächen, kurze Stängel mit einem terminalen Knotenkomplex und einer Stängelblattrosette mit bis zu 6 Blättern. Im Unterschied zu *Ficaria calthifolia* sind axilläre Brutknollen vorhanden (Abb.10c, d). Die Blütenstiele (einer pro Rosette entwickelt) gehen aus einem kurzen 2. Stängelsegment mit 1–3 Blättern am terminalen Knotenkomplex hervor. Sie entsprechen damit formal den hochblatttragenden Blütenstielen von *Ficaria calthifolia*. Die Fruchtstände bleiben weitgehend steril (nur einzelne voll entwickelte Nüsschen). Der intermediäre Habitus blieb auch in den Folgejahren unverändert, was für eine genetische Fixierung spricht. *Ficaria-calthifolia*-Exemplare mit einem deutlichen Stängelknoten an den Blütenstängeln, mit gut entwickelten Einzelblättern oder Blattpaaren (1x Tripel) weisen auf evolutionäre Übergänge zu *Ficaria verna*. Dazu gehört auch die Entwicklung von axillären Knollen am Stängelknoten von überschütteten Pflanzen (Abb.10b).

Herkunft der Pflanzen in Deutschland

Die kürzlich in Deutschland entdeckten Bestände von *Ficaria calthifolia* befinden sich in Ufernähe von Flüssen mit direkter Wasserstraßen-Verbindung zum Verbreitungsgebiet von *Ficaria calthifolia* im Böhmisches Becken (Elbe) und im pannonischen Raum (Donau-Main). Die Bestände an den Elbedeichen können auf natürlichem Wege durch Hochwasser der Elbe aus Böhmen nach Sachsen und Brandenburg verdriftet und dort angesiedelt worden sein. Starke Regenfälle können Pflanzen / Pflanzenteile ausschwenken und in Gräben und Bäche der Flusssysteme verfrachten. Verschleppung und Ausbreitung von *Ficaria*-Sippen über den Wasserweg, u.a. durch Unterrohrungen von Straßen, wurde beschrieben (Post et al. 2009). Für die Würzburger Bestände in Mainnähe kommt anthropogene Verschleppung, zum Beispiel durch Schiffe (anhaftendes oder mit der Ladung transportiertes Pflanzenmaterial) über Donau und Main-Donau-Kanal in Betracht. Aber auch Verschleppung durch kontaminiertes Pflanzgut ist eine Möglichkeit der Fernsiedlung. *Ficaria calthifolia* wird auch im Pflanzenhandel angeboten und könnte potenziell überall angesiedelt werden. In den USA ist *Ficaria calthifolia* die häufigste der dort eingeschleppten *Ficaria*-Sippen (Post et al. 2009). Sie wurde 1876 erstmals herbarisiert und hat sich seitdem über 16 Bundesstaaten im Osten der USA und an die Nordwestküste (Bundesstaat Washington) sowie in angrenzende Gebiete von Kanada ausgebreitet.

Diskussion

Ficaria calthifolia hat sich nach Deutschland ausgebreitet, wahrscheinlich über Hochwasserereignisse aus dem böhmischen Becken nordwärts nach Ostdeutschland und über andere unbekannte Verschleppungsmechanismen in das Maingebiet bei Würzburg. Ob die Bestände in den neuen Siedlungsgebieten mit ihren anderen klimatischen Bedingungen stabil bleiben oder sogar expandieren, bleibt abzuwarten. Angaben von *Ficaria-calthifolia*-Vorkommen im Elsaß (Damboldt 1974) wurden später nicht mehr erwähnt

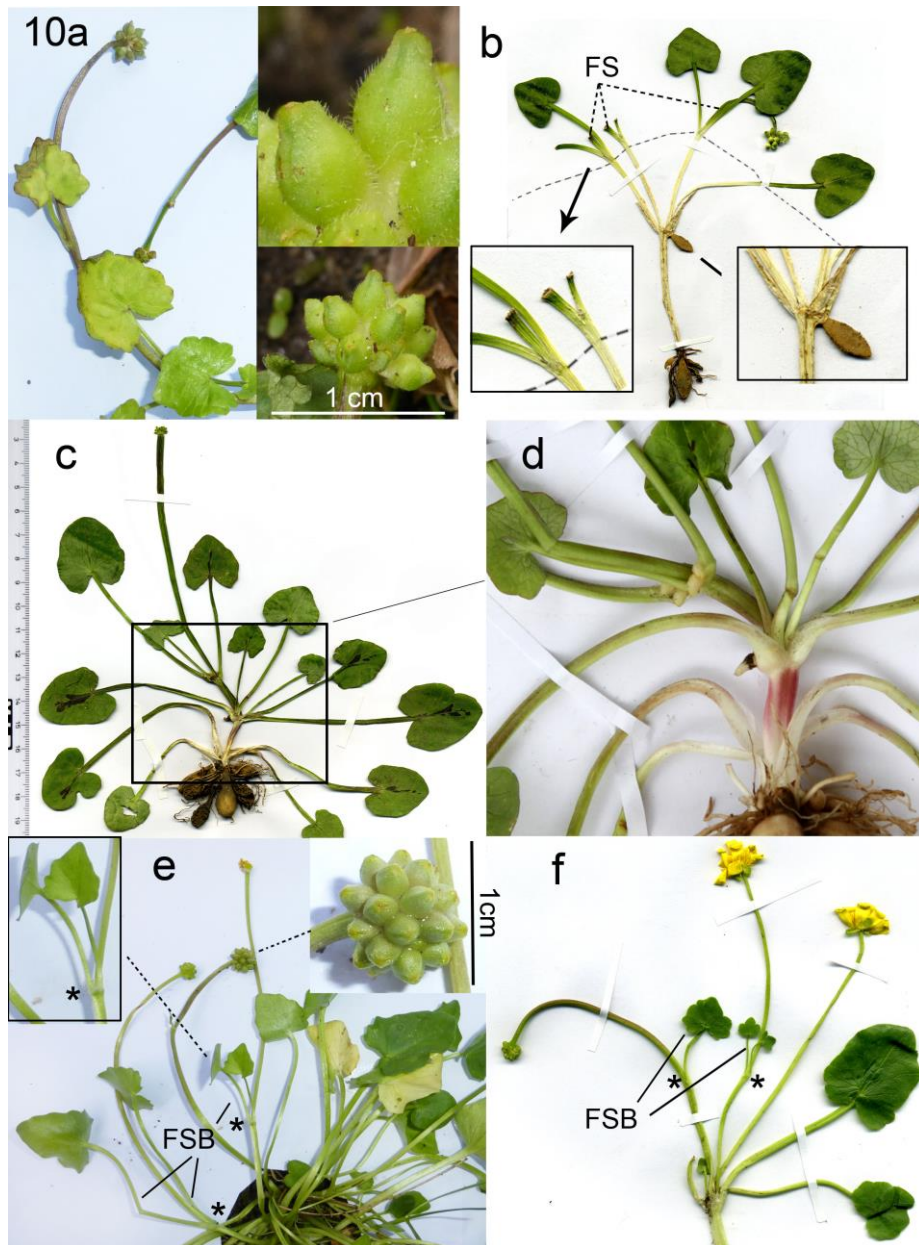


Abb.10 Differenzierungen von *Ficaria verna* (a, c, d) und *Ficaria calthifolia* (b, e, f), die zwischen beiden Species vermitteln. (a) *Ficaria verna* mit voll entwickelten Nüssen. (b) *Ficaria calthifolia* (diese Pflanze auch in Abb.1d gezeigt) in einem Maulwurfhügel mit Ausbildung einer Brutknolle am Stängelknoten, aus dem die Rosettenblätter und Frucht (Blüten)stängel (FS, teils abgebissen, hohl) hervorgehen. (c, d) *Ficaria verna* mit Wuchsform von *Ficaria calthifolia* aber Ausbildung von axillären Brutknollen. (e, f) *Ficaria calthifolia* mit teils paarig ausgebildeten Hochblättern und deutlichen Stängelknoten (*) an den Frucht(Blüten)stängeln

Fig.10 Peculiarities of *Ficaria verna* (a, c, d) and *Ficaria calthifolia* (b, e, f) displaying features intermediate between both species. (a) *Ficaria verna* with fully developed nutlets. (b) *Ficaria calthifolia* (this individual also shown in Fig.1d) in a molehill with development of an axillary tuber at the stem node from which rosette leaves and Flower stalks emanate (FS, flower stalks partly bitten). (c, d) *Ficaria verna* displaying anatomy of *Ficaria calthifolia* except the presence of axillary tubers (bulbils). (e, f) *Ficaria calthifolia* with flower stalks bearing one or a pair of leaves with well-developed nodes (*)



Abb.11 Metaphasenchromosomen von (a) *Ficaria calthifolia* Typ1 (16 Chromosomen = diploid) und (b) *Ficaria calthifolia* Typ 2 (23–25 Chromosomen = triploid)

Fig.11 Chromosomes of squashed cells in metaphase stage of (a) *Ficaria calthifolia* type1 (16 chromosomes = diploid) and (b) *Ficaria calthifolia* type2 (23–25 chromosomes = triploid)

Tabelle 1 Zusammenstellung wichtiger Unterscheidungsmerkmale zwischen *Ficaria calthifolia* und *Ficaria verna*
 Table 1 Compilation of main distinctive features between *Ficaria calthifolia* and *Ficaria verna*

	<i>Ficaria calthifolia</i>	<i>Ficaria verna</i>
Stängel	3 bis 7 cm lang, 1 Segment, Stängel hypogäisch teils mit epigäischem Abschnitt, aufrecht, nicht verzweigt	10 bis 25 cm lang, 2 bis 5 Segmente, 1. Segment hypogäisch, folgende epigäisch, niederliegend, verzweigt
Blätter	Grundblätter (aus Rhizom), Stängelblattrosette (bis 8 Blätter) am Ende des kurzen Stängels	Grundblätter (aus Rhizom), Stängelblätter nicht rosettig, verteilt an Knoten von Stängeln und Ästen
Brutknollen	keine	vorhanden an allen Blattachsen
Blütenstiele	mehrere, aufrecht aus Rosettenmitte	aufwärts gebogen, je 1 Blütenstiel am Ende von Stängel und Ästen
Kronblätter	8 (9) in Deutschland, Spitzenhälfte meist (halb) breitoval	8 bis 14, Spitzenhälfte meist (halb) schmaloval, spitzbogig bis spitzlich
Nüsschen	überwiegend voll ausreifend	überwiegend nicht ausreifend
Anthocyan	fehlt	oft an basalen Stängelabschnitten und Blattstielen

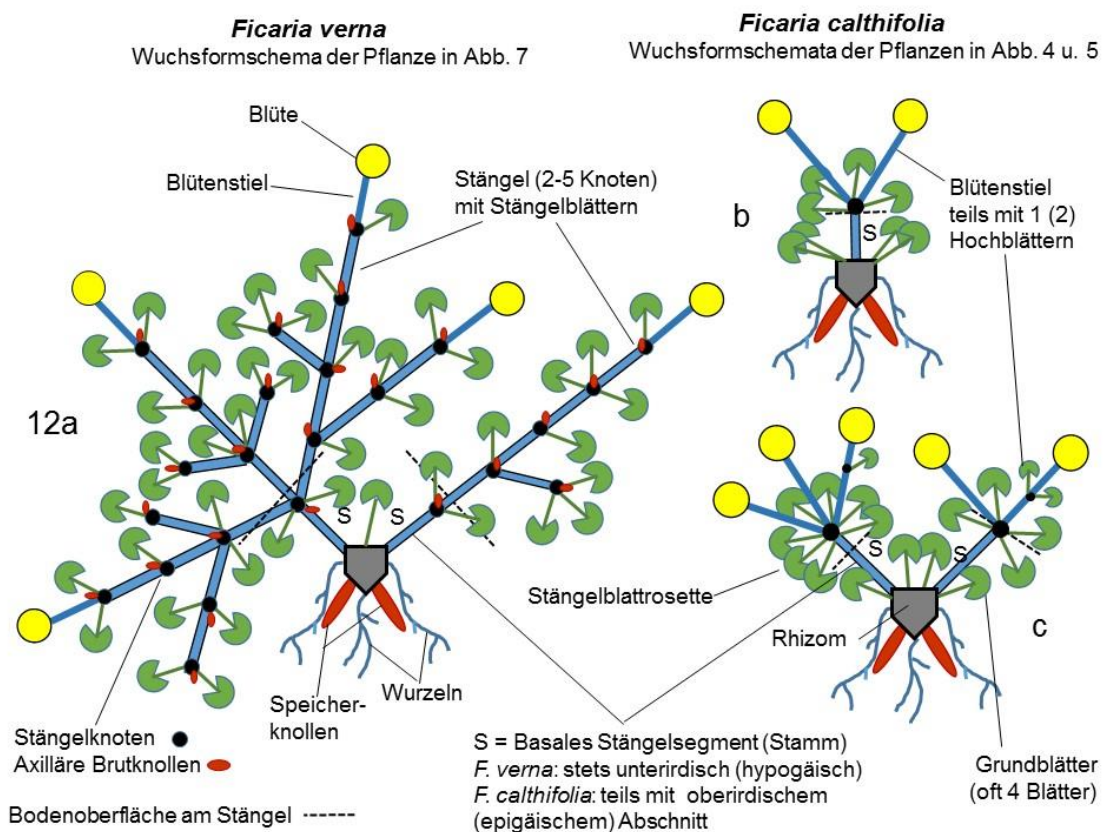


Abb.12 Wuchsformschemata von *Ficaria verna* (a) und Typ1-*Ficaria calthifolia* (b, c), die von den Pflanzen in Abb.5a und b, Abb.7 und Abb.9f angefertigt wurden. Abweichend zu Abb.7 wurde an einem Fruchtstängel ein paariges Hochblattpaar statt eines einzelnen Hochblatts eingezeichnet, um auch das Vorkommen paariger Hochblätter an Blütenstängeln zu dokumentieren. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurde in (a) nur eine axilläre Brutknolle pro Knoten eingezeichnet

Fig.12 Schematic drawings of growth morphology of *Ficaria verna* (a) and type1 *Ficaria calthifolia* (b, c) that were drawn on the basis of herbarium specimen of plants shown in Fig.5a-b, Fig.7 and Fig.9f. In (c) one flower stalk is shown with a pair of leaves instead of a single leaf developed in specimen depicted in Fig.7 (in order to document, that also pairs of leaves occur at flower stalks). For sake of clarity only one axillary tuber is indicated per node of *Ficaria verna* (a)

(Jalas & Suominen 1989, Veldkamp 2015). Angesichts der innerhalb von 130 Jahren über tausende von Kilometern erfolgten rasanten Ausbreitung von *Ficaria verna* in den USA und Kanada ist es erstaunlich, dass in Europa *Ficaria verna* ihr südosteuropäisches Verbreitungsareal seit Erstbeschreibung der Art durch Reichenbach (1838–1839) kaum verändert hat. In Würzburg scheinen die Typ1-Pflanzen (bisher) keine optimalen Wachstumsbedingungen gefunden zu haben und unter Konkurrenzdruck durch *Ficaria verna* zu stehen. Die deutlich reduzierte Fertilität gegenüber den Beständen an der Elbe lässt auf weniger optimale Wachstumsbedingungen schließen. Die Typ2-Pflanzen machen innerhalb besonnener Rasenflächen einen stabilen Eindruck ohne erkennbare Konkurrenz durch *Ficaria verna*. An den Deichen der Elbe bei Mühlberg erscheint *Ficaria verna* stabil und durchaus expansiv. Das Vorkommen von diploiden und triploiden Pflanzen in Würzburg wirft die Frage auf, ob beide Typen durch getrennte Ereignisse angesiedelt wurden oder beispielsweise die triploiden Typ2-Pflanzen aus den diploiden Typ1-Pflanzen hervorgegangen sind (Autoploidie). Auch Heteroploidie ist zu diskutieren mit *Ficaria verna* als ein Elternteil. Dies scheint wegen fehlender *Verna*-Merkmale der Typ2-Pflanzen aber eher unwahrscheinlich. Zur Klärung dieser Frage sind Sequenzierungen der DNA notwendig.
Schutz: Wegen der Seltenheit sollten die Wuchsorte der Pflanzen unter Beobachtung bleiben.

Danksagung

Mein Dank gilt vor allem Dr. Ben Zonneveld (Leiden/Niederlande) für eine fruchtbare Kooperation betreffend genomischer DNA-Bestimmungen (Zonneveld & Drenckhahn, in Vorbereitung). Herrn Prof. Dr. Johann Greilhuber, Frau Dr. Luise Ehrendorfer-Schratt und Frau Dr. Eva M. Tensch (Universität Wien) danke ich für Anregungen, Übermittlung von Literatur und vor allem für die DNA-Bestimmung einer im Marchtal gesammelten *Ficaria verna*-Pflanze, die mit 14,9 pg dem nukleären DNA-Gehalt Würzburger Typ1-Pflanzen entspricht. Dr. Franz G. Dunkel (Karlstadt), Prof. Dr. Jörg Ewald (Weihenstephan), Dr. Günter Gottschlich (Tübingen), und Prof. Dr. Lenz Meierott (Würzburg) gilt mein Dank für die kritische Durchsicht des Manuskriptes, und Herrn Dr. Veit M. Dörken (Universität Konstanz) danke ich für Diskussionen über die Nomenklatur des Wurzelsystems.

Literatur

- Banfi E, Galasso G, Soldano A (2011) Nuove specie e nuove combinazioni nomenclaturali - *Ficaria chrysocephala*. Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. Civico Storia Nat. Milano, 52 (2): 93
- Bot. Verein Sachsen Anhalt (2015) Einladung zu Jahresversammlung, Tagungen und Exkursionen im Jahr 2015 (http://www.bv-st.de/Veranstaltungen_Archiv.htm)
- Candolle A de (1824) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Treuttel Würtz, Paris
- Damboldt J (1974) *Ranunculus ficaria* Linnaeus 1753. In Hegi (ed.) *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, 2. Auflage, Band III, Teil 3: 244–246. Paul Parey, Berlin-Hamburg
- Dobeš C, Kiehn M, Vitek E (1996) Beiträge zur Gefäßpflanzen-Flora von Österreich: Chromosomenzählungen III. Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 133 (1996): 301–318
- Emadzade K, Lehnebach C, Lockhart P, Hörandl E (2010) A molecular phylogeny, morphology and classification of genera of Ranunculaceae (Ranunculaceae). *Taxon* 59: 809–828
- Fischer MA, Adler W, Oswald K (2005, 2008) *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol*. Biologiezentrum der Oberösterreich. Landesmuseen, Linz
- Gadella TWJ (1977) De fertiele vorm van het Speenkruid, *Ranunculus ficaria* L. ssp. *ficaria*, nieuw voor Nederland. *Levende Nat.* 80: 131–142
- Greilhuber J (1974): Ein Chromosomensatz von *Ranunculus ficaria* ssp. *calthifolius*. *Mitt. Bot. Arbeitsgem. Oberösterreich.-Landesmus. Linz.* 6: 3–6
- Hörandl E, Paun O, Johansson JT, Lehnebach C, Armstrong T, Chen L, Lockhart P (2005) Phylogenetic relationships and evolutionary traits in *Ranunculus* s.l. (Ranunculaceae) inferred from ITS sequence analysis. *Molec. Phylog. Evol.* 36: 305–327
- Hoffmann MH, Hagen KB von, Hörandl E, Röser M, Tkach NV (2010) Sources of the arctic flora: Origins of arctic species in *Ranunculus* and related genera. *Int. J. Pl. Sci.* 171: 90–106
- Hoot SB, Kramer J, Arroyo MTK (2008) Phylogeny position of the South American dioecious genus *Hamadryas* and related Ranunculaceae (Ranunculaceae). *Int. J. Pl. Sci.* 169: 433–443
- Hudson W (1762) *Flora Anglica*. J. Nourse & C. Moreau, London
- Hudson DH, Bryant D (2006) Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Molec. Biol. Evol.* 23: 254–267
- Jäger EJ, Müller F, Ritz CM, Welk E, Wesche K (2013) *Rothmaler - Exkursionsflora von Deutschland*, 12. Auflage, Gefäßpflanzen: Atlasband, 12. Auflage. Springer, Berlin Heidelberg
- Jäger E, Werner K (2005) *Exkursionsflora von Deutschland* (begr. von W. Rothmaler), Band 4: Gefäßpflanzen: Kritischer Band, 10. Auflage. Elsevier Spektrum Akademischer Verlag, München
- Jalas J, Suominen J (red.) (1989) *Atlas florae europaeae*. 8. Nymphaeaceae to Ranunculaceae: 184–188, t. 1833–1838. Akateeminen Kirjakauppa, Helsinki.
- Johansson JT (1998) Chloroplast DNA restriction site mapping and the phylogeny of *Ranunculus* (Ranunculaceae). *Pl. Syst. Evol.* 213:1–19
- Kästner A, Fischer A (2006) Porträts ausgewählter seltener österreichischer Gefäßpflanzenarten (II): (5) *Callianthemum anemonoides*, (6) *Cephalaria transylvanica*, (7) *Ceratocephala orthoceras*, (8) *Ficaria verna* im Vergleich mit (9) *F. verna*, (10) *Isopyrum thalictroides*, (11) *Medicago monspeliaca*, (12) *Melampyrum barbatum*, (13) *Ononis pusilla*, (14) *O. rotundifolia* und (15) *Silene flavescens*. *Neireichia* 4: 75–109
- Kerner A (1863) *Descriptiones plantarum novarum florum Hungaricae et Transsilvanicae*. *Österr. Bot. Z.* 13: 188
- Linnaeus C (1753) *Species Plantarum*. L. Salvius, Stockholm
- Paun O, Lehnebach C, Johansson J, Lockhart P, Hörandl E (2005) Phylogenetic relationships and biogeography of *Ranunculus* and allied genera (Ranunculaceae) in the Mediterranean region and in the European alpine system. *Taxon* 54: 911–930

- Pogan E, Wcisło H. (1975) Studies in *Ranunculus ficaria* L. III. Karyotype analysis. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 18: 79–102.
- Post AR, Krings A, Wall WA, Neal JC (2009) Introduced lesser celandine (*Ranunculus ficaria*, Ranunculaceae) and its putative subspecies in the United States: a morphometric analysis. *J. Bot. Res. Inst. Texas* 3(1): 193 – 209
- Prantl K (1887) Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. *Bot. Jahrb. Syst.* 9: 225–273
- Reichenbach L (1838 -1839) *Icones Florae Germanicae et Helvticae ...*, Vol III. Ambrosii Abel, Leipzig
- Sell PD (1994) *Ranunculus ficaria* L. sensu lato. *Watsonia* 20: 41–50
- Tamura M (1995) Angiospermae. Ordnung Ranunculales. Fam. Ranunculaceae. II. Systematic Part. 223–519. In: Hiepko P, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Ed. 2, 17a IV. Duncker & Humblot, Berlin
- Tutin TG, Burghes NA, Chater AO, Edmondson JR, Heywood VH, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA (1993) *Flora Europaea*, Ed. 2, Vol. 1: 281. Cambridge University Press
- Veldkamp JF (2015) De nomenclatuur van Speenkruiden (*Ficaria verna* Huds. s.l., Ranunculaceae). *Gorteria* 37: 84–116
- Zonneveld B (2015) Genome sizes of *Ficaria* Huds. (Ranunculaceae) indicate eight separate species. *Gorteria* 37:118–139