



# FORUM GEOBOTANICUM

An Electronic Journal of Geobotanical Research

## Contents:

### **Detlev Drenckhahn**

Morphologie und Jahreszyklus von *Ficaria verna* Rchb. - eine neu etablierte Sippe in Deutschland

Morphology and annual cycle of *Ficaria verna* Rchb. - a recently established species for Germany

pp 1 - 17

DOI 10.3264/FG.2016.0714

### **Detlev Drenckhahn**

Vorkommen des Atlantischen Wildkohls (*Brassica oleracea* L. subsp. *oleracea*) an den Kreidefelsen der Ostseeinsel Rügen, Deutschland

Occurrence of Atlantic wild cabbage (*Brassica oleracea* L. subsp. *oleracea*) at the limestone cliffs of the baltic island of Rügen, Germany

pp 18 - 26

DOI 10.3264/FG.2017.0116

### **Detlev Drenckhahn, Werner Baumgartner, Ben Zonneveld**

Different genome sizes of Western and Eastern *Ficaria verna* lineages shed light on steps of *Ficaria* evolution

pp 27 - 33

DOI 10.3264/FG.2017.1122

### **Detlev Drenckhahn, Ben Zonneveld**

*Rubus viridilucidus* Drenckhahn, eine neue Brombeerart aus der Sektion *Corylifolii*, Serie *Subcanescentes*

*Rubus viridilucidus* Drenckhahn, a new bramble species of the section *Corylifolii*, series *Subcanescentes*

pp 34 - 42

DOI 10.3264/FG.2017.1221

## **Board of Editors**

**Prof. Dr. Lenz Meierott, Editor-in-Chief**

Am Happach 43  
D-97218 Gerbrunn  
[Lenz.Jutta.Meierott@t-online.de](mailto:Lenz.Jutta.Meierott@t-online.de)  
Tel. +49 (0)931 706052

**Prof. Dr. Detlev Drenckhahn, Publisher**

Würzburg  
[contact@forum-geobotanicum.net](mailto:contact@forum-geobotanicum.net)

**Dr. Franz G. Dunkel**

[F.G.Dunkel@t-online.de](mailto:F.G.Dunkel@t-online.de)

**Prof. Dr. Jörg Ewald**

Weihenstephan  
[Joerg.Ewald@hswt.de](mailto:Joerg.Ewald@hswt.de)

**Dr. Andreas Fleischmann**

München  
[Fleischmann@bsm.mwn.de](mailto:Fleischmann@bsm.mwn.de)

## Preface

Forum Geobotanicum is an electronic journal devoted to disseminate information concerning geographical distribution, ecology, morphology, taxonomy and conservation of vascular plants in the European Union with a main focus on middle Europe. It covers from molecular biology to environmental aspects. The focus is to publish original papers, reviews and announcements for the educated generalist as well as the specialist in this broad field. Forum Geobotanicum does not aim to supplant existing paper journals, but will be much more flexible in format, publication time and world-wide distribution than paper journals. Many important studies are being currently published in local journals and booklets and some of them are published privately. Hence, these studies will become aware to only a limited readership. Forum Geobotanicum will encourage authors of such papers to submit them as special issues of the journal. Moreover, the journal is planning to build up an E-mail-address section to support communication between geobotanists in Europe. The editors are optimistic that this electronic journal will develop to a widely used communication forum that will help to stimulate activities in the entire field of geobotany in middle Europe. To overcome problems of long term archivation and effective taxonomic publication of articles published electronically in Forum Geobotanicum, print versions of each volume of the journal and appropriate digital storage devices will be delivered freely to selected university libraries and state libraries in middle Europe.

Forum Geobotanicum ist eine elektronische Plattform, deren Zielsetzung darin besteht, neue Erkenntnisse der geobotanischen Forschung in der Europäischen Union mit Schwerpunkt Mitteleuropa umfassend zu verbreiten. Das Journal befasst sich mit allen Fragen von Verbreitung, Ökologie, Morphologie und Taxonomie von Gefäßpflanzen und soll das gesamte Spektrum der Geobotanik von molekularbiologischen Aspekten bis zu Umwelt- und Naturschutzfragen abdecken. Der Hauptfokus liegt auf der Publikation von Originaluntersuchungen und Übersichtsartikeln sowie Behandlung aktueller Fragen des Naturschutzes. Die Zielgruppen sind Personen mit Allgemeinkenntnissen in der Botanik und Floristik sowie Spezialisten auf den Gebieten der Geobotanik und Pflanzensystematik. Das Journal soll keine Zeitschrift in Druckform ersetzen, sondern eine Ergänzung zu den traditionellen Publikationsorganen bilden. Der Vorteil der Zeitschrift liegt in ihrer Flexibilität und raschen Publikationszeit nach Begutachtung der eingereichten Manuskripte und den Möglichkeiten, in größerem Umfang Fotografien und andere Abbildungen zu veröffentlichen. Der Vorteil einer elektronischen Zeitschrift besteht weiterhin darin, dass die Veröffentlichungen weltweit jedermann sofort zugänglich sind. Viele durchaus wichtige Untersuchungen aus dem Bereich der Geobotanik erscheinen in lokalen Publikationsorganen, wie Jahrbüchern und Heimatkalendern, oder auch im Eigenverlag. Da solche Veröffentlichungen bibliographisch kaum erfasst werden, können sie auch nicht in adäquater Weise wahrgenommen werden. Forum Geobotanicum soll ermöglichen, dass auch solche Publikationen in einer Literaturreihe bekannt gemacht werden und ggf. nach Klärung von Copyright-Fragen als Supplemente der Zeitschrift ins Netz gestellt werden. Forum Geobotanicum nutzt die Vorteile des Internets, indem es abrufbare Hilfen, wie ein Verzeichnis von Adressen, Pflanzenlisten etc. zur Verfügung stellt. Insgesamt soll die Kommunikation zwischen Geobotanikern in Mitteleuropa erleichtert und eine Kommunikationsplattform etabliert werden, die die Aktivitäten auf dem gesamten Wissenschaftsgebiet stimuliert.

Das Journal ist uneigennützig und für Autoren und Benutzer kostenfrei. Für die Kostendeckung sind Sponsoren erwünscht, denen eine begrenzte Möglichkeit zur Darstellung eingeräumt werden kann. In der Anfangsphase wird das Journal von einem kleinen Herausberggremium betrieben. Sollte sich Forum Geobotanicum erfolgreich weiter entwickeln, ist an eine Erweiterung des Herausberggremiums auf Experten aus allen Nationen des mitteleuropäischen Raums gedacht. Um eine langfristige Verfügbarkeit der Publikationen zu gewährleisten, wird jeder Jahrgang von Forum Geobotanicum ausgedruckt, gebunden und mit digitalem Datenträger versehen an ausgewählte Universitätsbibliotheken, Landes- und Staatsbibliotheken Deutschlands und wichtiger Städte Mitteleuropas zur Archivierung und Ausleihe versandt.

# Instructions for Authors

## Format

All manuscripts should be prepared with Microsoft Word and sent to the Editor by e-mail as "attachment" to the electronic address: [contact@forum-geobotanicum.net](mailto:contact@forum-geobotanicum.net). After a research manuscript has been accepted for publication, the author may be requested to rewrite the article in the journal's format (see PDF versions of articles Vol. 1, pp 1-8 or Vol. 2, pp 24-44). A galley proof is provided to author(s) before the article is available for all audiences.

## Title Page

It should contain the following information:

- a) The full title of the paper without abbreviations. The title should be as brief and informative as possible, specifying clearly the content of the article. If the title (legend) is german, an english subtitle must be added.
- b) Full names of all authors indicating the corresponding authors and their full postal and electronic address.

## Keywords

Authors must provide between three and six keywords, which must not be part of the title of the paper.

## Abbreviations

All abbreviations must be explained when used first in the text.

## Language

Preferentially written in either English or German.

## Abstract (Zusammenfassung)

An english abstract between 200-400 words is required, abstracts submitted in German will on request be translated into English by the copy editor. The abstract should contain the principal ideas, methodology, results and important conclusions. Abbreviations should be avoided in the abstract. A reference might be included only if necessary, and mentioning the complete citation. Considering that the abstract will be published separately by international analysis information services, it should contain enough basic information so that the paper could be fully understood by those who do not have access to the full text.

## Introduction (Einleitung)

It should be brief and limited to the definition of the problem, the aims and purposes of the research and its relation with other studies in the field.

## Methods (Methoden)

It should include relevant details on the design, materials and techniques so that the study can be repeated.

## Results (Resultate)

Results should be clearly presented. Tables and figures should only be included if required to fully understand the data.

## Discussion (Diskussion)

The aim of this section is the interpretation of the results and their relation to the existing knowledge. The information given in any part of the text may be cited but not repeated in the Discussion Section. Alternatively Results and Discussion can be presented in one section.

## Acknowledgements (Danksagung)

The acknowledgments of the contributions of colleagues can be stated in this section. Acknowledgments for financial support must be cited on the corresponding section.

## References (Literatur)

a) In the text:

References must be cited in the text mentioning the last name of the author and year between parenthesis. In case of two authors, both should be mentioned. When there are three or more authors, mention only the first author followed by et al. When two or more references are cited in the same parenthesis, the authors should be in chronological order. And if they have the same year, they should be in alphabetical order.

b) In the References section:

At the end of the paper, in the References section the literature should be arranged in alphabetical order. If they have the same author name, they should be in chronological order. They must be presented according to the examples given in the first paper of volume 1.

## Tables (Tabellen)

Tables must be numbered with Arabic numerals in the order in which they are cited in the text. They should have a brief descriptive title placed at the top. If the title (legend) is german, an english subtitle must be added. A short description is also accepted. Footnotes can be included below the table.

Tables must be sent in Microsoft Word format and have no links to the main document or other archives.

## Figures (Abbildungen)

The figures must be numbered with Arabic numerals and have a brief descriptive title (legend). If the title (legend) is german, an english subtitle must be added. If needed a short description is also accepted.

## Photographs

Black and white and colour photographs on smooth and brilliant paper can be submitted. Special care on the maximum definition of the photographs is required.

## Drawings and Graphs

For digital line art, the following software can be used: Adobe Illustrator, Freehand, Corel Draw. Line art is also acceptable in TIFF format at a resolution of 1200 dpi.

## Digital Illustrations

Greyscale images should be saved with at least 300 dpi; if text is included, use 600 dpi. Color images require 300 dpi. For best quality TIFF format is recommended. Illustrations in MS Word format will not be accepted.

## Photographs, Drawings, Graphs and Tables

Provide files at 85 mm (single column) or 175 mm width (double column) and up to 210 mm in length allowing enough space for the legend.

## Copyright

Upon acceptance of an article by the journal, authors automatically transfer the copyright to Forum Geobotanicum which is committed to maintain the free electronic access to the current and archived contents of the journal and to administer a policy of fair control and to ensure the widest possible dissemination of the information.

Authors assign Würzburg University as well as the Deutsche Nationalbibliothek Frankfurt resp. Leipzig and where appropriate, the special subject collections library the right to store the submitted file(s) in electronic form and to make them publicly available in data networks. Authors further assign Würzburg University the right to convert the file(s) for long term preservation purposes (the original archive will persist). Authors declare that copyright and licensing issues related to their work have been resolved and that therefore no rights on the part of any third parties impede the publication.

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 (Stängelblatt-rosette). 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](mailto: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-

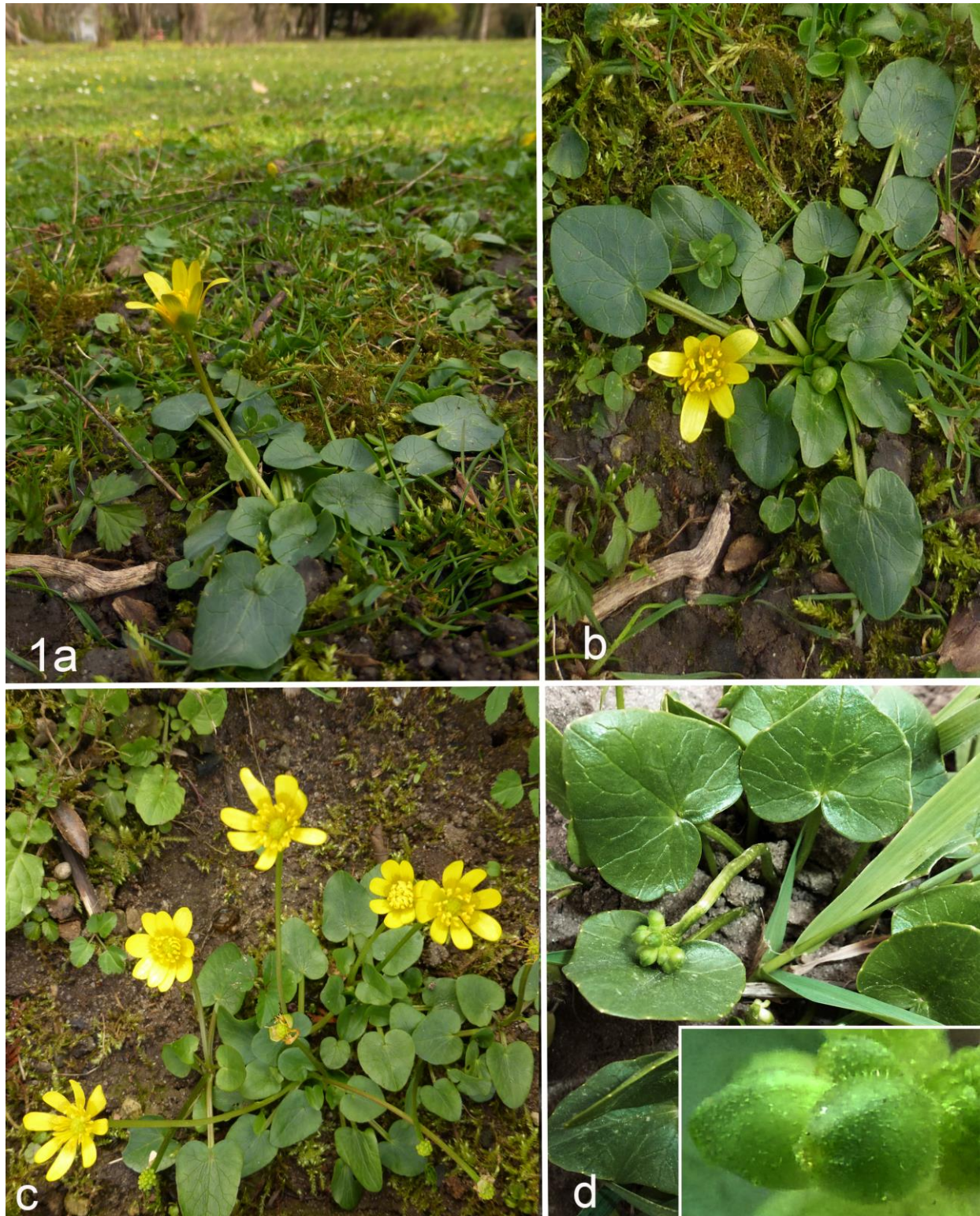


Abb.1 Aspekt von *Ficaria calthifolia* (Typ1) im Stadtpark (Ringpark) von Würzburg / Bayern. In (d) ist ein Fruchtstand mit behaarten Nüsschen gezeigt.

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

hede 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.

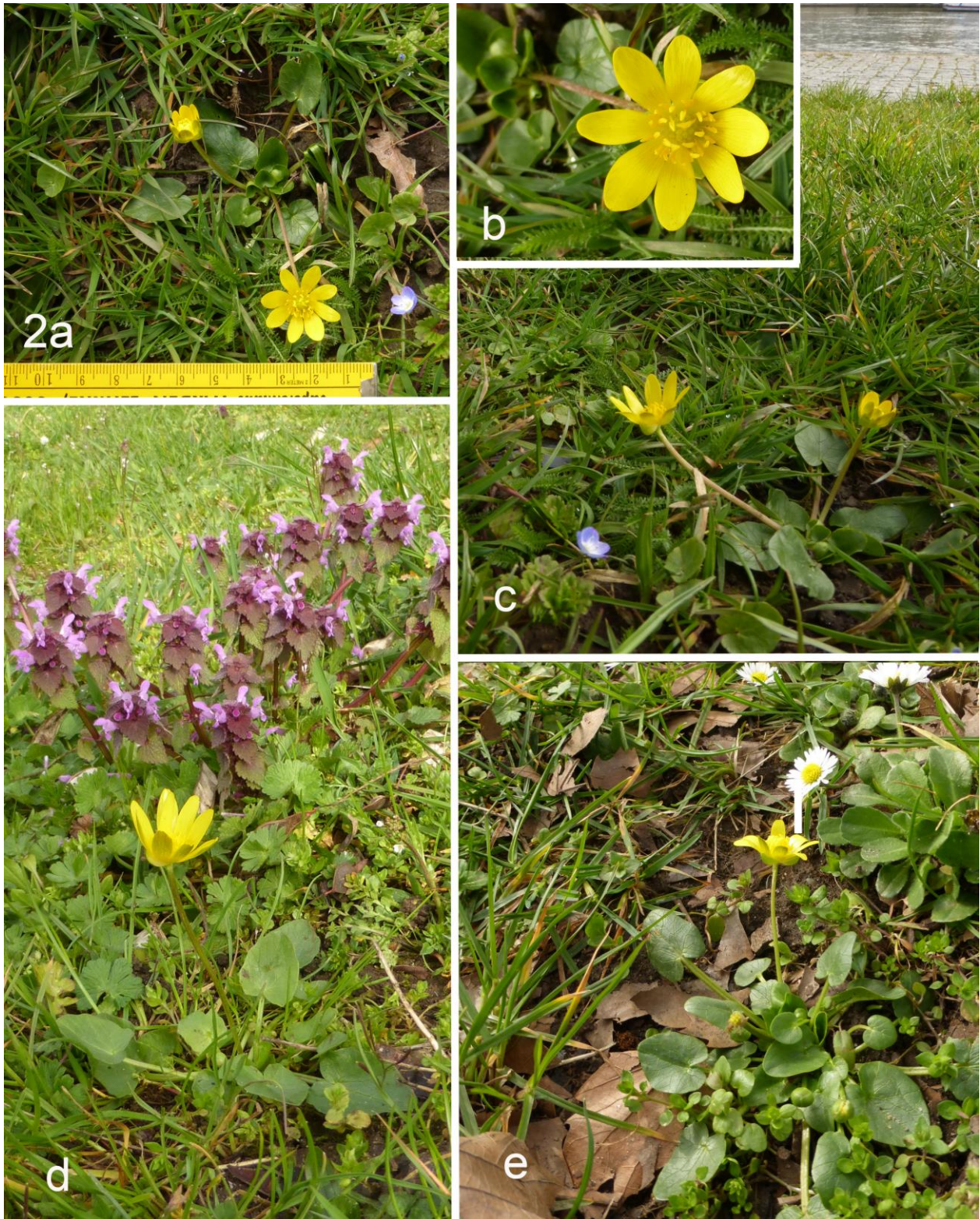


Abb.2 Aspekt von *Ficaria calthifolia* (Typ1) am südlichen Mainufer in Würzburg / Bayern

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 Kenntnisstand 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 eignen 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 H<sub>2</sub>O für 13 min mit 40% Giemsa-Lösung (verdünnt mit H<sub>2</sub>O) 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 verna*

*Ficaria verna* 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 verna* 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 verna* 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 Stängelmitte 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 verna* 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 verna*-Pflanzen vor (Abb.10c).

**Blattrand** Er ist leicht ausgerandet mit schwach ausgeprägten, stumpfwinkligen bis rundlichen Einbuchtungen / Kerben. Die Hauptblattnerven 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 Zahnspitzen liegenden Hydathoden kommen vor. Als

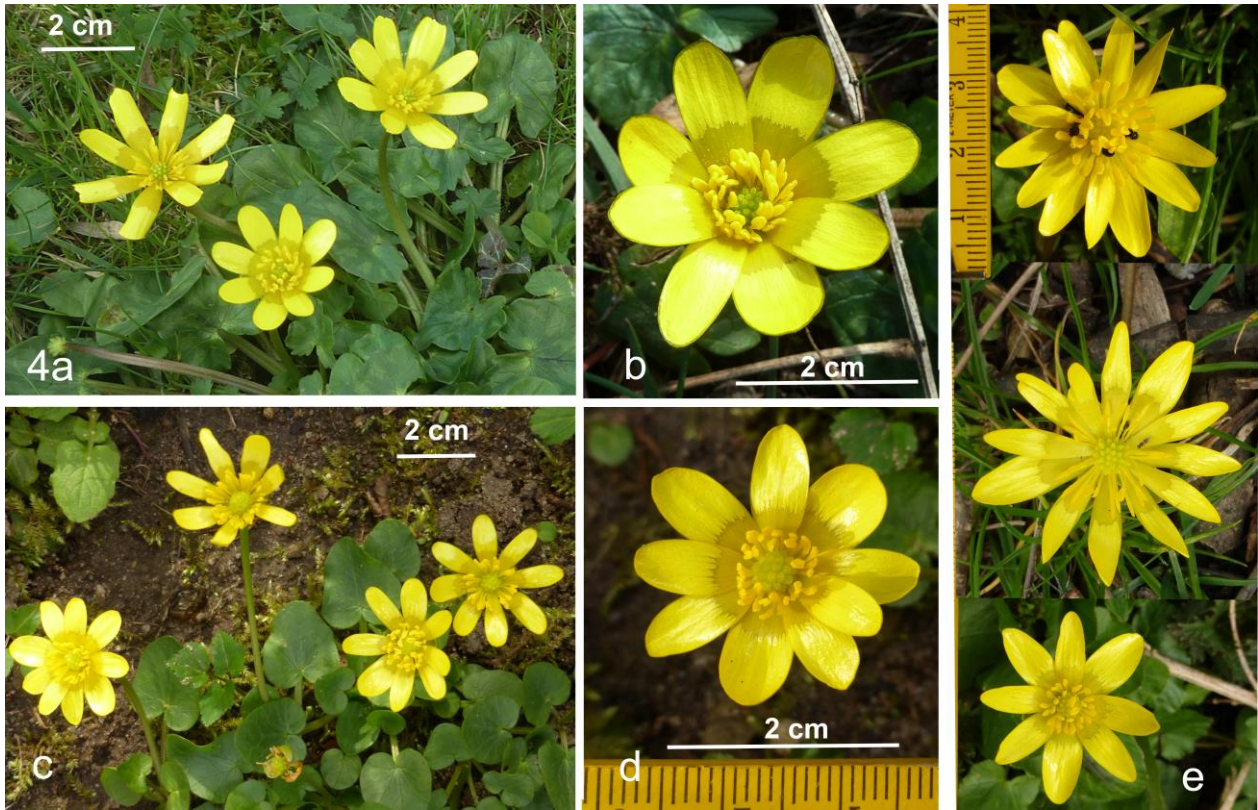


Abb.4 Gegenüberstellung von Blüten von *Ficaria calthifolia* Typ2 (a, b), Typ1 (c, d) und *Ficaria verna* (e)

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 / Fruchtsiele 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 Fruchtsiele 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 ( $2,3\text{--}3,2$  cm;  $2,66 \pm 0,12$ ;  $n=31$ ; 1. Aprilwoche) als bei den Typ2- Pflanzen ( $3,2\text{--}4,1$  cm;  $3,72 \pm 0,12$ ;  $n=33$ ; 1. Aprilwoche). Die Blüten von *Ficaria verna* stehen größenordnungsmäßig zwischen den beiden Typen ( $1,9\text{--}4,2$  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.

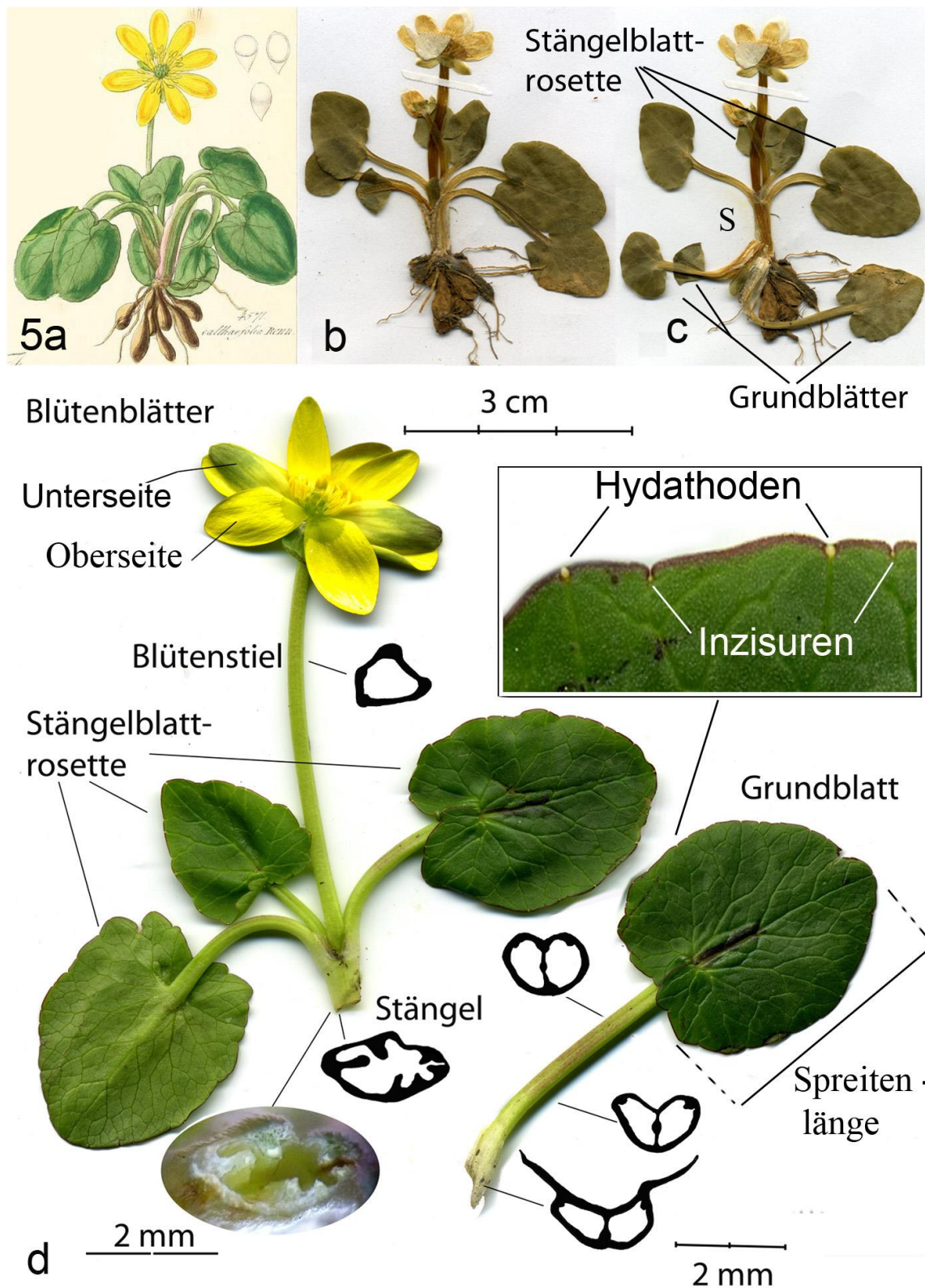


Abb.5 Anatomie von *Ficaria calthifolia*. (a) Abbildung in Reichenbach (1838–1839), (b, c) herbarisierte Pflanze aus Eger/Ungarn vor (b) und nach (c) Abklappen der Grundblätter, um den kurzen Stängel (S) und die vom terminalen Stängelknoten ausgehenden Rosettenblätter sichtbar zu machen. (d) Pflanze 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

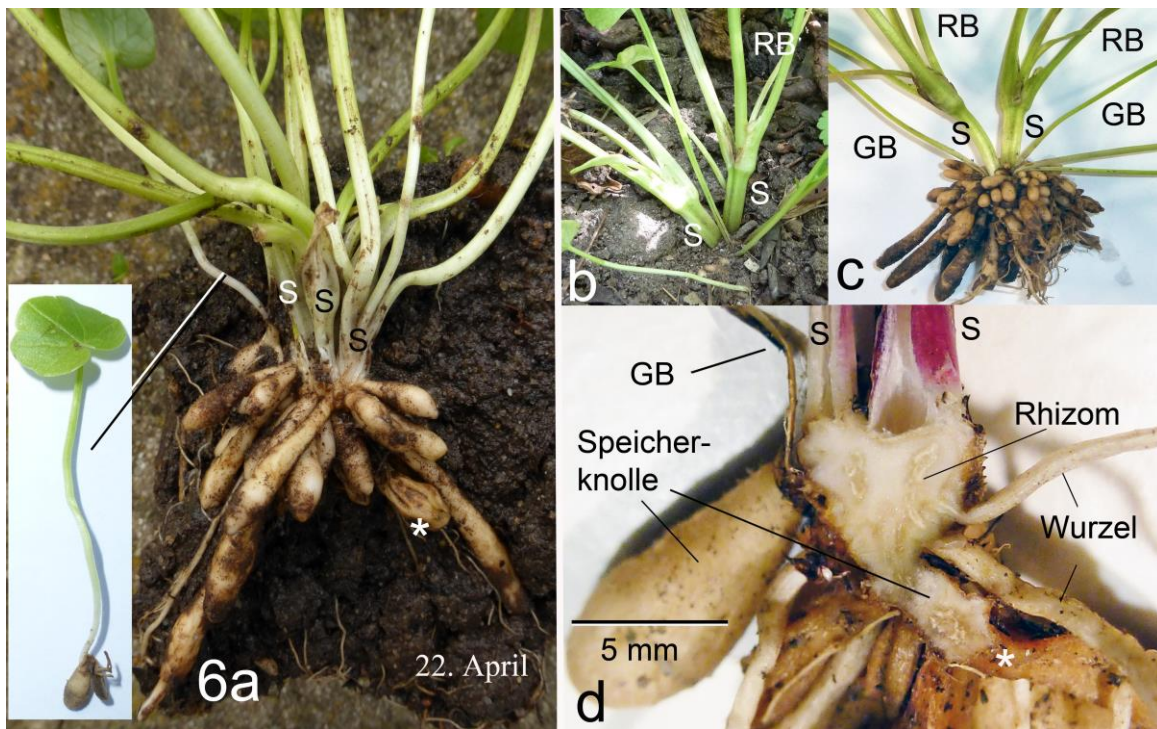


Abb.6 Wurzelsystem von *Ficaria calthifolia*. In (a) ist das Wurzelsystem einer wiederholt ausgegrabenen und halbseitig von Erde befreite Pflanze gezeigt von der eine Jungpflanze isoliert wurde, die aus einer abgelösten (gesprossenen) Knolle entstanden ist (experimenteller Ansatz siehe Text). (b, c) 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

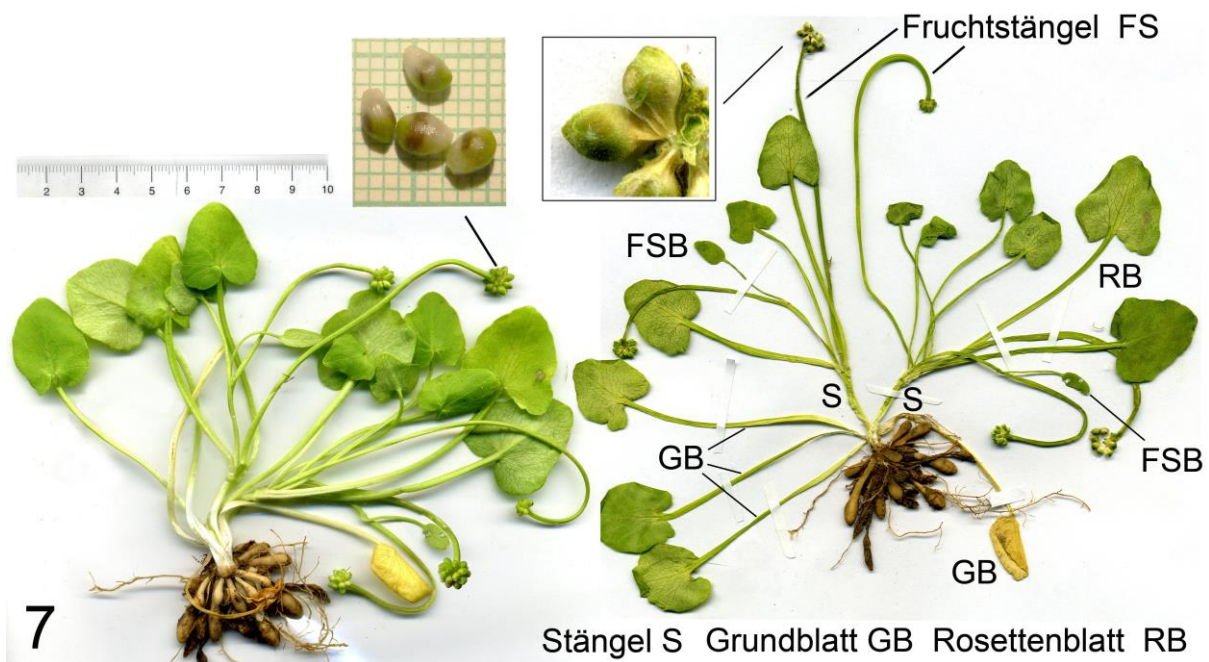


Abb.7 Pflanze (Typ1) mit zwei Stängeln, frisch nach Entnahme (a) und als Herbar-Exemplar (b). Zwei Fruchtsängel besitzen ein Hochblatt (Fruchtblatt, FSB). In Abb.12 ist ein Wuchsformschema dieser Pflanze gezeigt

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 verna* 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 & Weislo 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 Schrumpfsymptome 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.

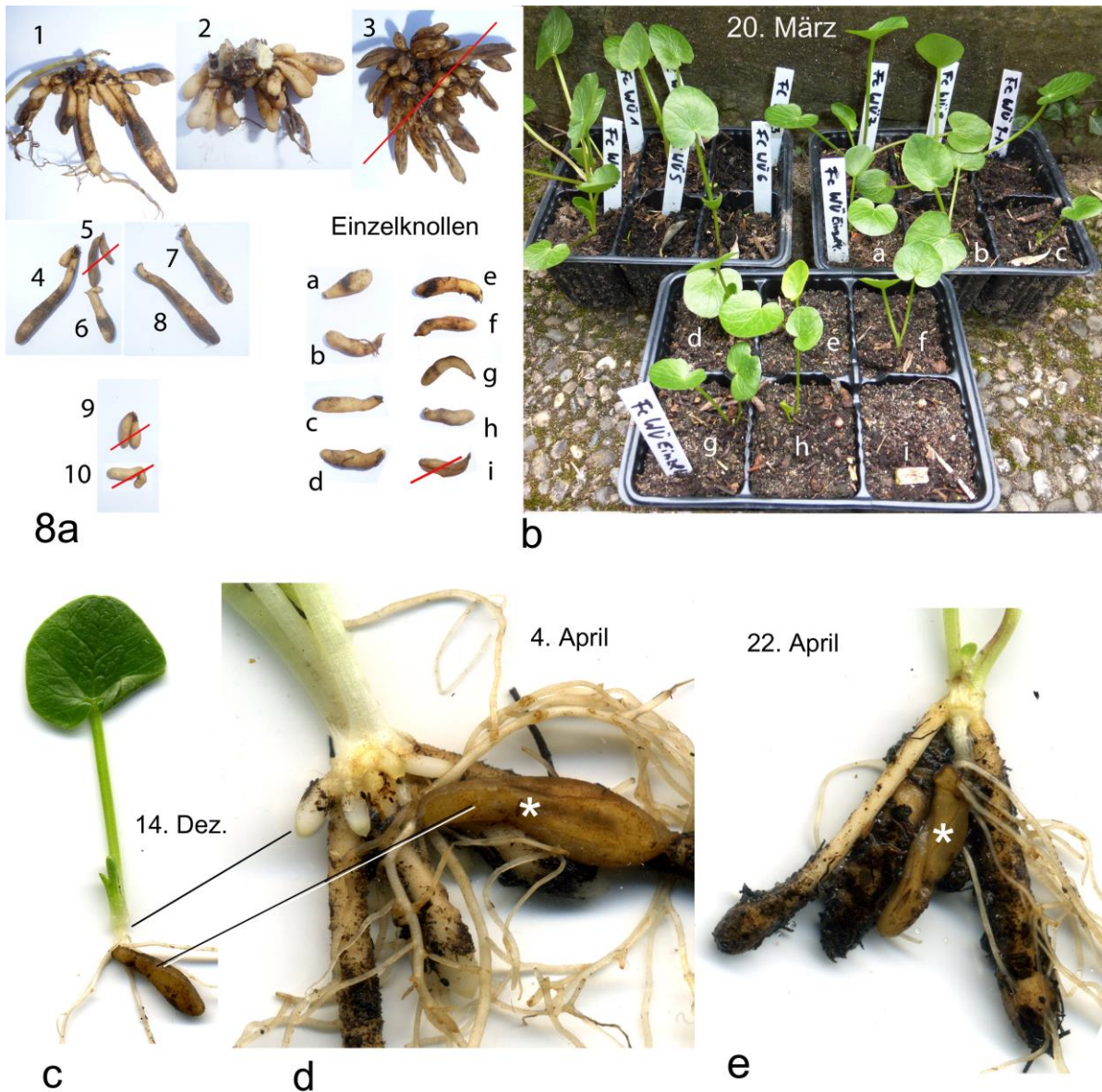


Abb.8 (a, b) Aussaatexperimente von Speicherknollen und Fragmenten des Rhizoms. Die sterilen Fragmente sind durchgestrichen (siehe Text). (c–e) Vitalfotografien von Pflanzen, die sich aus verpflanzten einzelnen Knollen entwickelt haben. Die Pflanzen c und d sind identische Individuen, dokumentiert am 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 (Nachtfröste und wenig Sonne). Die erste Blüte in den Parkanlagen erschien am 5. März. Ab dem 10. März (kalter März mit regelmäßigen Nachtfrösten) 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 aus gehenden Stängel im Folgenden als Hauptstängel bezeichnet werden. Die Hauptstängel besitzen 2–5 blatttragende Knoten / Internodien mit abzweigenden mehrgliedrigen (mehrknötigen) Nebestängeln, die ihrerseits noch 1–3-gliedrige Äste entwickeln können. Die Haupt- und meisten Nebestängel 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 Blattachselsn aller Stängelblätter aus. In früheren Entwicklungsstadien (Anfang April) treten die Brutknollen oft schon als stecknadelkopfgroße, 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

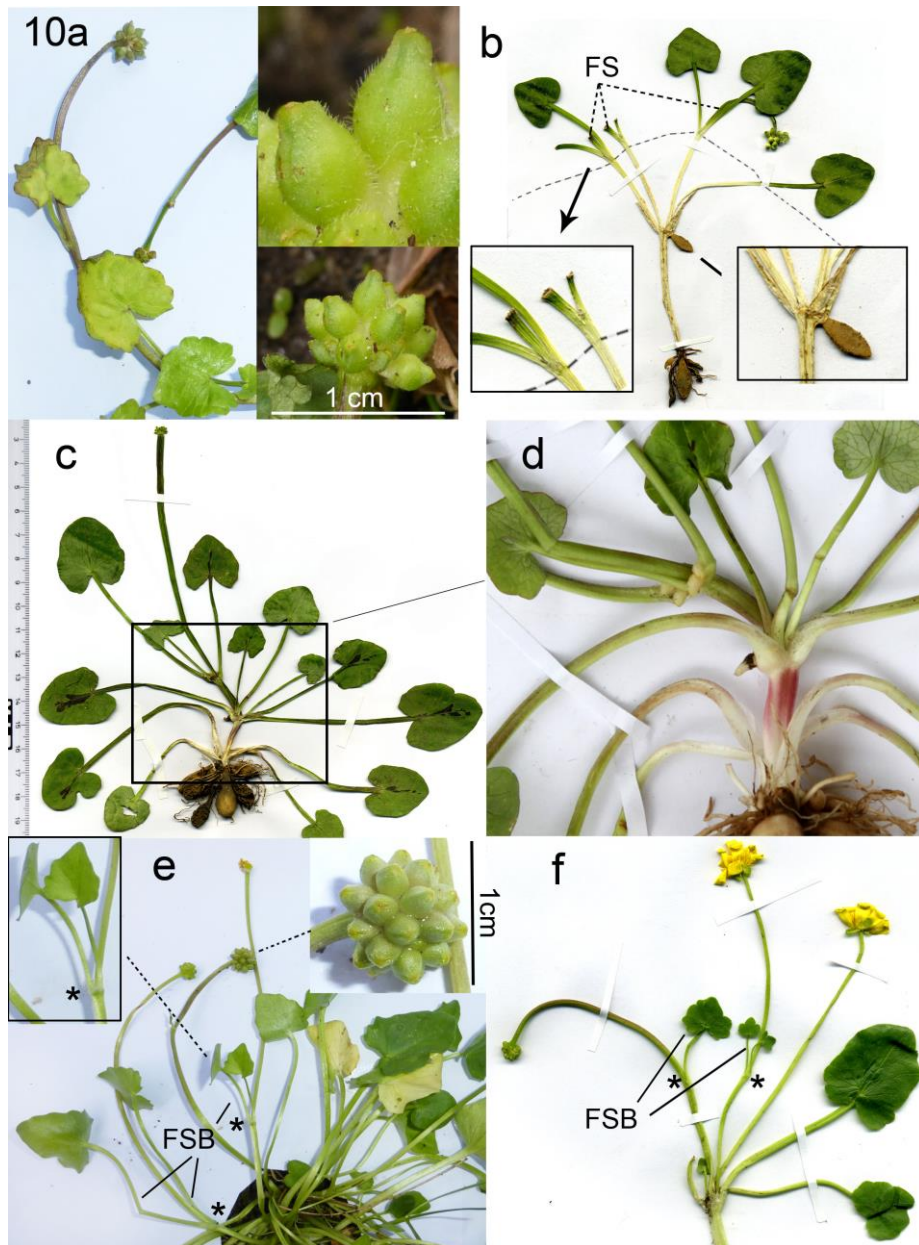


Abb.10 Differenzierungen von *Ficaria verna* (a, c, d) und *Ficaria calthifolia* (b, e, f), die zwischen beiden Species vermitteln. (a) *Ficaria verna* mit voll entwickelten Nüssen. (b) *Ficaria calthifolia* (diese Pflanze auch in Abb.1d gezeigt) in einem Maulwurfhügel mit Ausbildung einer Brutknolle 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,<br>Stängel hypogäisch teils mit epigäischem<br>Abschnitt, aufrecht, nicht verzweigt | 10 bis 25 cm lang, 2 bis 5 Segmente,<br>1. Segment hypogäisch, folgende epigäisch,<br>niederliegend, verzweigt |
| Blätter      | Grundblätter (aus Rhizom),<br>Stängelblattrosette (bis 8 Blätter) am Ende<br>des kurzen Stängels                | Grundblätter (aus Rhizom),<br>Stängelblätter nicht rosettig, verteilt an<br>Knoten von Stängeln und Ästen      |
| Brutknollen  | keine                                                                                                           | vorhanden an allen Blattachseneln                                                                              |
| Blütenstiele | mehrere, aufrecht aus Rosettenmitte                                                                             | aufwärts gebogen, je 1 Blütenstiel am Ende<br>von Stängel und Ästen                                            |
| Kronblätter  | 8 (9) in Deutschland, Spitzenhälfte meist<br>(halb) breitoval                                                   | 8 bis 14, Spitzenhälfte meist (halb)<br>schmaloval, spitzbogig bis spitzlich                                   |
| Nüsschen     | überwiegend voll ausreifend                                                                                     | überwiegend nicht ausreifend                                                                                   |
| Anthocyan    | fehlt                                                                                                           | oft an basalen Stängelabschnitten<br>und Blattstielen                                                          |

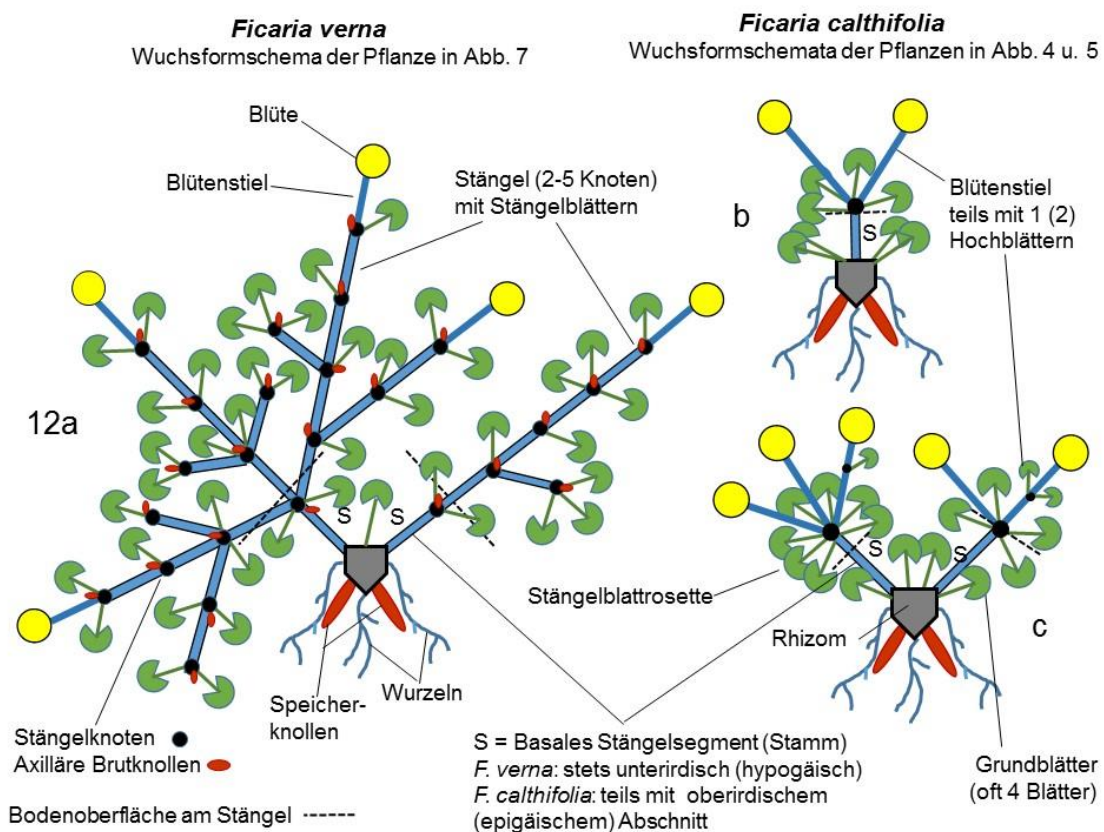


Abb.12 Wuchsformschemata von *Ficaria verna* (a) und Typ1-*Ficaria calthifolia* (b, c), die von den Pflanzen in Abb.5a und b, Abb.7 und Abb.9f angefertigt wurden. Abweichend zu Abb.7 wurde an einem Fruchtstängel ein paariges Hochblattpaar statt eines einzelnen Hochblatts eingezeichnet, um auch das Vorkommen 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 calthifolia* in den USA und Kanada ist es erstaunlich, dass in Europa *Ficaria calthifolia* 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 calthifolia* 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. Temsch (Universität Wien) danke ich für Anregungen, Übermittlung von Literatur und vor allem für die DNA-Bestimmung einer im Marchtal gesammelten *Ficaria calthifolia*-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](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 Ranunculeae (Ranunculaceae). Taxon 59: 809–828
- Fischer MA, Adler W, Oswald K (2005, 2008) *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol*. Biologiezentrum der Oberöstr. 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. Oberöstr.-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 *Ranunculeae* (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 calthifolia* im Vergleich mit (9) *F. verna*, (10) *Isopyrum thalictroides*, (11) *Medicago monspeliaca*, (12) *Melampyrum barbatum*, (13) *Ononis pusilla*, (14) *O. rotundifolia* und (15) *Silene flavescons*. *Neulreichia* 4: 75–109
- Kerner A (1863) *Descriptiones plantarum novarum florum Hungaricae et Transsilvaniae*. 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

Detlev Drenckhahn

## Vorkommen des Atlantischen Wildkohls (*Brassica oleracea* L. subsp. *oleracea*) an den Kreidefelsen der Ostseeinsel Rügen, Deutschland

### Occurrence of Atlantic wild cabbage (*Brassica oleracea* L. subsp. *oleracea*) at the limestone cliffs of the baltic island of Rügen, Germany

Published online: 16 January 2017

© Forum geobotanicum 2017

**Abstract** The distribution area of the Atlantic wild cabbage (*Brassica oleracea* L. subsp. *oleracea*), hitherto known to be restricted to atlantic coastal cliffs between Northern Spain, Scotland and Helgoland, has expanded this century eastwards to the limestone cliffs of the island of Rügen in the Baltic Sea. The population size is about 50 individuals which are morphologically indistinguishable from Atlantic wild cabbage. The possibility is addressed whether the Rügen population might be derived by backcrossing and naturalization of escaped cultured *Brassica oleracea* varieties. Genetic studies have shown that the main cultured varieties grown today are closely related to Atlantic wild cabbage from which these varieties were most likely raised. Spontaneous reversal from cultured varieties to the atlantic wild phenotype has often been claimed but not been convincingly demonstrated in the literature and it is considered unlikely that such a full reversal would occur in the absence of crosspollination (introgression) with wild type cabbages. However, introgression of cultured varieties with wild types or naturalization of escaped cultured cole varieties to a more archaic phenotype has been reported. Such an introgression or naturalization process is currently taking place at the limestone coast of Zealand/Denmark. As documented and described in this study, the wild growing coles of Zealand look like descendents of kale and (headed) cabbage and differ considerably from the population of Rügen and Helgoland. The currently observed eastward extension of the atlantic range of wild *Brassica oleracea* into the Baltic Sea can be interpreted as a more general phenomenon of eastward expansion of the distribution area of other atlantic species in the course of climate warming.

**Zusammenfassung** Der Atlantische Wildkohl (*Brassica oleracea* L. subsp. *oleracea*) wächst auf den Küstenfelsen des Atlantiks und der Nordsee zwischen Nord-Spanien, Schottland und der Nordseeinsel Helgoland. 2001 wurde auch ein Vorkommen des Wildkohls an den Kreidefelsen der Ostseeinsel Rügen nachgewiesen, das aus ungefähr 50 Individuen besteht. Die Pflanzen unterscheiden sich phänotypisch nicht von Wildpflanzen der Atlantikküsten. Da alle verbreiteten Kultursorten des Gemüsekohls genetisch sehr eng mit dem Atlantischen Kohl verwandt

sind, vom dem sie höchstwahrscheinlich abstammen, wird die Frage erörtert, ob eine spontane Rückverwandlung (Rückkreuzung) von in die Natur entwichenen Kultursorten in den Wildkohl-Phänotyp möglich ist. Dieses wird als wenig wahrscheinlich angesehen. Dagegen ist Introgression zwischen Kultursorten und Wildsorten gut belegt. Die Frage nach einer möglichen Hybridisierung von Grünkohl mit Pflanzen vom Wildkohlphänotyp oder mit anderen Kultursorten an der Kreideküste der dänischen Ostseeinsel Seeland wird anhand eigener Beobachtungen erörtert. Die dortige Population besteht offensichtlich aus verwilderten Kulturkohlhhybriden, die sich deutlich von den Wildpflanzen Rügens unterscheiden. Das neue Vorkommen des Atlantischen Wildkohls in der westlichen Ostsee kann im Zusammenhang mit der Ostausbreitung anderer atlantischer Sippen im Rahmen des Klimawandels gesehen werden.

**Keywords** Wild cabbage, *Brassica oleracea*, Baltic Sea, Island of Rügen, climate change

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

## Einleitung

Die Wildformen verschiedener kultivierter Kohlsorten bilden ein Pflanzenaggregat, als *Brassica oleracea* Cytodeme klassifiziert (Harberd 1972), das vor allem an Küstenfelsen von Atlantik und Mittelmeer wächst mit Bevorzugung von Kalkgestein (Mitchell 1976, Snogerup et al. 1990). Die atlantische Sippe, *Brassica oleracea* L. subsp. *oleracea* (Atlantischer Kohl), unterscheidet sich durch verschiedene Merkmale von den acht mediterranen Wildkohlsippen (*Brassica montana*, *B. insularis*, *B. rupestris*, *B. cretica*, *B. villosa*, *B. incana*, *B. macrocarpa*, *B. hilarionis*) und der Kanarensippe (*B. bourgeau*)

(Snogerup et al. 1990). Alle Wildkohlsippen haben einen diploiden Chromosomensatz von  $n=18$  und sind voll kreuzungskompatibel sowohl untereinander als auch mit den Kulturformen des Kohls. Der Atlantische Kohl wächst an den Küstenfelsen von Nord-Spanien bis Schottland und erreicht als nordöstlichsten Verbreitungspunkt die Insel Helgoland (Abb. 1). Die Populationen sind oft klein und bestehen aus 1–10 bis einige 100 (44% der Populationen unter 100) und vereinzelt über 1.000–10.000 Pflanzen (in England durchschnittlich 200 Pflanzen, Mitchell & Richards 1979). Viele Vorkommen des Wildkohls gelten als gefährdet. Rund 40% der bis 1970 nachgewiesenen Populationen in Großbritannien waren bis 1990 verschwunden (Fig. 24 in Snogerup et al. 1990). Verschiedene Wildkohlsippen der Mittelmeerinseln sind durch Beweidung, Habitatverlust oder Introgression von Kultursorten vom Aussterben bedroht (Gustafsson & Lannér-Herrera 1997a, Holubec et al. 2013 — Rote Liste der IUCN). Bemerkenswert ist, dass Pflanzen, die phänotypisch dem Atlantischen Wildkohl gleichen, auch an den Kreidefelsen der Insel Rügen wachsen (siehe unten). Seit etwa 20 Jahren ist auch eine phänotypisch dem Atlantischen Wildkohl ähnelnde Kohlpopulation von der Kreideküste der Insel Seeland/Dänemark am südl. Ausgang des Öresunds erwähnt, die lokal mit verwildertem Grünkohl hybridisiert oder aus diesem hervorgegangen ist (Christensen et al. 2011, Details siehe unten).

## Ergebnisse

### Vorkommen auf Rügen

*Brassica oleracea* wurde vom Autor erstmals 2001 am Osthang des Viktoriasichtmassivs/Jasmund (MTB 1448.131) bemerkt mit 8 blühenden Pflanzen, 8 nicht blühenden Rosetten und mehreren Jungpflanzen. Eine genaue Bestandserfassung des schwer einsehbaren Felsmassivs wurde damals nicht vorgenommen. Dieser Bestand hat sich in den folgenden 15 Jahren gehalten und offenbar teils vermehrt mit einem derzeitigen Gesamtbestand an der Viktoriasicht von 35–40 mehrjährigen Pflanzen und mehreren Jungpflanzen (November 2016). 2011 wurden auch Pflanzen am Südhang des Königsstuhls gefunden (MTB 1447.224), deren Bestand 2016 neun mehrjährige Pflanzen betrug (Abb.2). Unbekannt ist bisher, ob der Wildkohl auch an anderen Stellen der Kreideküste Rügens wächst.

### Habitat

Die meisten Pflanzen (70–80 %) wachsen in nackter, völlig vegetationsloser Kreide, oft an senkrecht abfallenden Kliffwänden und dort gerne in Rinnen und Spalten (chasmophytisch). Auf den Schuttflächen an den Felsfüßen fehlen Kohlpflanzen, obwohl man annehmen muss, dass dort die Dichte herabfallender Samen besonders groß ist. Die Wuchsbedingungen des Wildkohls scheinen auf dem rutschigen Kreideschotter aber ungünstig zu sein. Auf kleinen, oft nur wenige Dezimeter großen Absätzen oder schrägen Kliffabschnitten kommen Wildkohlpflanzen zusammen mit Gräsern (*Festuca spec.*) und teils auch weiteren Blütenpflanzen vor wie *Hieracium umbellatum* (2x), *Hieracium murorum* (5x), *Libanotis pyrenaica* (2x), *Solidago virgaurea* (1x), *Silene vulgaris* (1x), *Arabis hirsuta* (1x) und strauchwüchsiger *Fagus sylvatica* (1x).

### Beschreibung der Pflanzen von Rügen

Die Pflanzen sind in den Steilhängen unerreichbar. Morphologische Details konnten nur mit Hilfe von Fernglas und Teleobjektiv erfasst und dokumentiert werden. Sie entsprechen der Abbildung in Snogerup et al. (1990); siehe Abb. 3–5.

Mehrjährige blühende Pflanzen an den Kreidefelsen besitzen basal einen ca. 20–30 cm langen und 2–3 cm dicken, blattlosen, hellbraunen bis dunkelvioletten basalen Stängelabschnitt (Stamm), der schon bei Jungpflanzen sichtbar wird. Der Stamm ist durch quergestellte helle Blattnarben auffällig quergestreift. Die Stängelblätter von mehrjährigen Pflanzen entwickeln sich in der oberen Stammhälfte und bilden eine etwa 20–40 cm breite, gedrängte (rosetten-ähnliche), wintergrüne Blattgruppe. Die Blätter erscheinen (dunkel) blaugrün (glauk) mit grauweißem Oberflächenschimmer (Wachsschicht, siehe Snogerup et al. 1990) und besitzen oft im distalen Zweidrittel eine stumpf zungenförmige Spreite meistens mit schwach gewelltem Rand und flachen, bis mehrere cm tiefen stumpfen bis keilförmigen Einschnitten. Die Blattstiele sind im Querschnitt dreieckig und unregelmäßig geflügelt mit mehreren kleinen voneinander getrennten Spreitenlappen. Stiele und Rhachis sind weißlich grün, oftmals auch violett überlaufen. Außer solchen leierförmig fiederschnittigen Blättern des Stamms kommen auch ungeteilte Blätter vor, besonders in den oberen Abschnitten des Stamms. Der aus dem beblätterten Stamm hervorgehende Blütenstängel verzweigt sich in mehrere blümentragende Äste. Zusätzliche Blütenstängel können aus den Blattachsen der Stammblätter entspringen. Die Blätter der Blütenstängel sind sessil, ohne abgesetzten Blattstiel. Die Spreite ist ganzrandig länglich eiförmig mit öhrchenförmigen, halbstängelumfassenden Basallappen. Die oberen Stängelblätter sind länglich bis schmal linealisch mit unregelmäßiger, bis mehrere mm tiefer Zähnung. Der Blütenstand ist rund 30–70 cm hoch und besteht aus 6–15 (selten auch mehr) Ästen, die jeweils 20 bis über 50 Blüten (Früchte) tragen. Die Blüten sind lang gestielt (Stiele länger als Blüte). Die Kronblätter und die anliegenden Kelchblätter sind schwefelgelb. Die Früchte sind gegen die Fruchtstiele schräg bis fast rechtwinklig aufwärts gerichtet (teils gekrümmt) und besitzen einen kurzen Schnabel (Abb. 5e). Bei Reife sind die Schoten über den Samen manchmal leicht vorgewölbt. Die reifen Früchte sind meistens länger als die annähernd rechtwinklig vom Stängel abstehenden Fruchtstiele (große Variabilität bei den Wildpopulationen, Snogerup et al. 1990). An einem Bruchstück eines Fruchtstandes, das Ende November an den Klippenrad der Viktoriasicht hochgeweht wurde konnten nähere Angaben erhalten werden (Abb. 5). Die Länge von 6 Fruchtstielen betrug 1,8–2,2 cm, die Länge von zwei nicht geöffneten Schoten und 5 entleerten Schoten mit intaktem Replumrahmen betrug 5,3–6,5 cm. Der Durchmesser der kugelförmigen Samen betrug 1,9–2,4 mm. Zwei von 7 Frucht-schnäbeln (Rostren) enthielten je einen ellipsoiden Samen (Rostrumsamen, siehe unten). Rostrumsamen sollen fertil sein (Snogerup et al. 1990). Eine Sollbruchstelle zwischen Schote und Fruchtstiel liegt unmittelbar distal der terminalen Verdickung des Fruchtstiels. An alten Fruchtständen sieht man noch im Winter viele intakte Schoten und auch reichlich Replumrahmen mit Rostren und oftmals auch noch vorhandenen Septen (Abb. 5f). Die Hauptblühzeit liegt zwischen Mitte Mai und Mitte Juni, an beschatteten Stellen (Nordhängen) teils bis in den Juli.

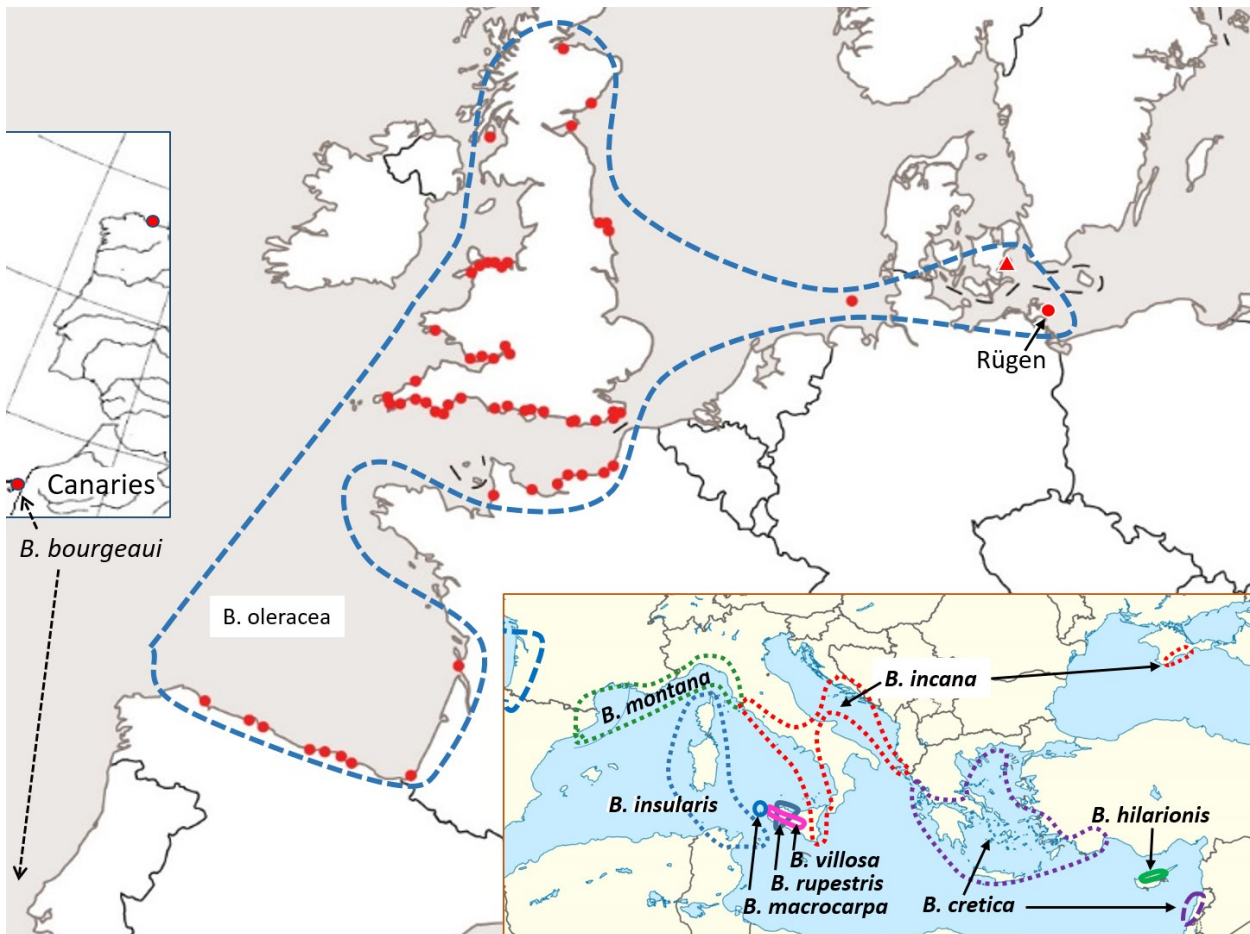


Abb.1. Verbreitung des Atlantischen Wildkohls (rote Punkte). Die wildwachsende Klippenpopulation auf Seeland (Dreieck) besteht aus Kohlhhybriden. Die Vignette zeigt die Verbreitung der mediterranen Sippen. Zusammenstellung von Angaben in Snogerup et al. (1990), Wichmann et al. (2008), Fagúndez et al. (2015)

Fig. 1. Distribution of Atlantic cabbage. Inset shows distribution of mediterranean species of the *brassica oleracea* cytodeme (red dots). The wild growing population at the limestone coast of Zealand (triangle) consists of cabbage hybrids. Compilation from data in Snogerup et al. (1990), Wichmann et al. (2008), Fagúndez et al. (2015)



Abb. 2 Verbreitung von des Wildkohls an Viktoriamassiv und Königsstuhl auf der Insel Rügen 2016

Fig. 2 Distribution of wild cabbage at the cliffs of Viktoriamassiv and Königsstuhl on the island of Rügen in 2016

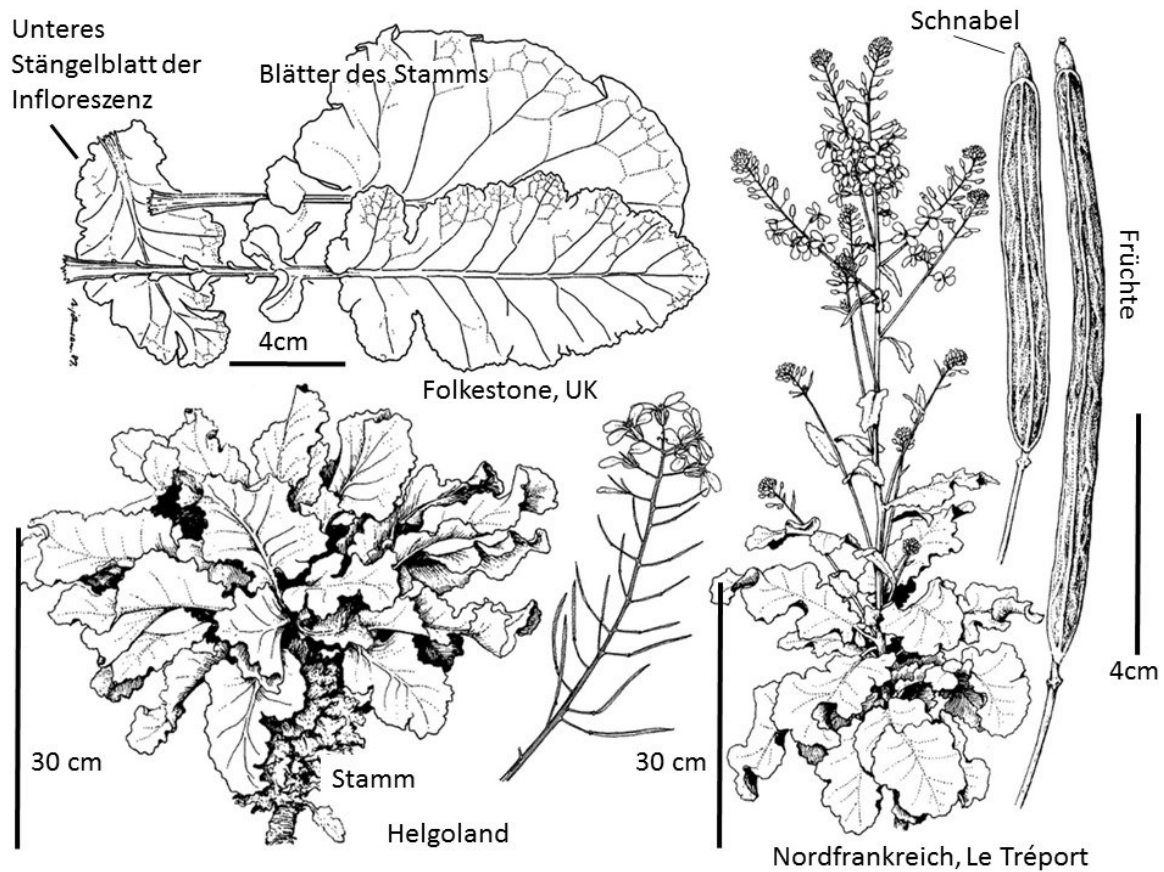


Abb. 3 Wuchsform, Blatt-, Blüten- und Fruchtmerkmale von *Brassica oleracea* L. subsp. *oleracea* von Helgoland, der Kanalküste Nordfrankreichs und der Südküste Englands (nach Snogerup et al. 1990, hier neu arrangiert und modifiziert). Mit freundlicher Genehmigung von Willdenowia

Fig. 3 Morphological features of specimen of *Brassica oleracea* L. subsp. *oleracea* from Helgoland, the Channel coast of France and England. Compiled and modified from Snogerup et al. (1990). With kind permission of Willdenowia

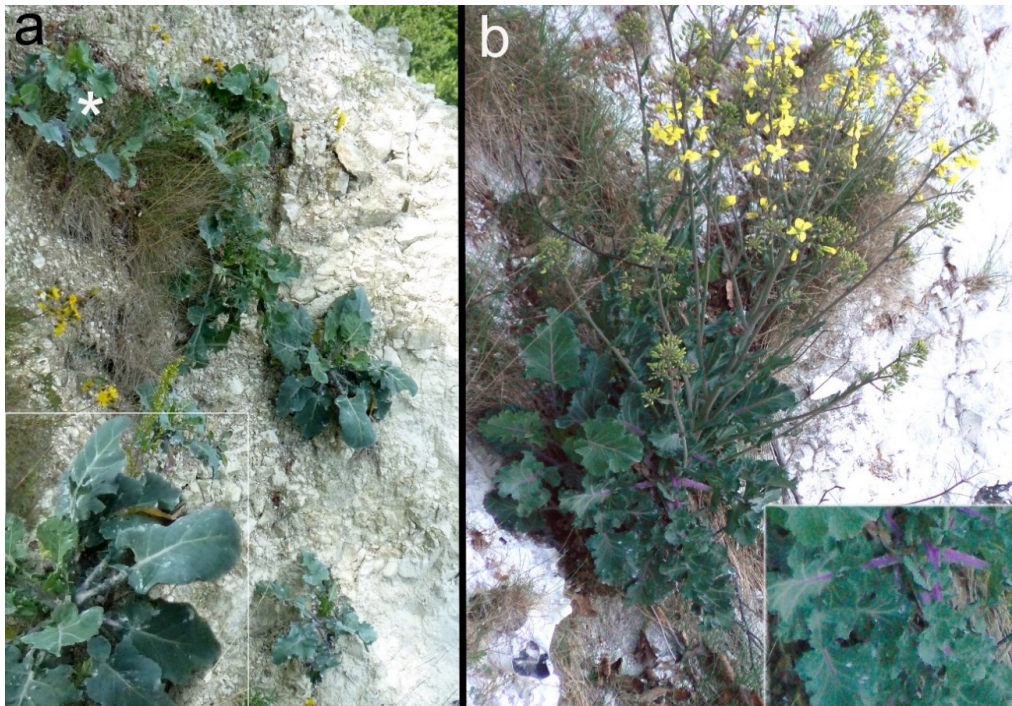


Abb. 4 Wildkohlpflanzen am Osthang des Viktoriamassivs mit (a) einjährigen (\*) und 2–3 jährigen Exemplaren mit weißlichen Blattstängeln und Rhachis und (b) einer blühenden Pflanze mit violetten Blattstängeln/Rhachis

Fig. 4 Images of wild cabbage from the eastern cliff side of the Viktoriamassiv showing (a) one year (\*) and 2–3 year old plants with whitish pedicels and rhachides and (b) a flowering plant with purple pedicels/rhachides

Der Anteil blühender Pflanzen variiert jahrweise erheblich, wie das auch von den Populationen der Atlantikküste beschrieben wurde, wo in machen Jahren nur wenige Prozent der Pflanzen blühen (Gustafsson & Lannér-Herrera 1997a, Snogerup et al. 1990).

### Phänotyp des Atlantischen Wildkohls

Die Rügener Pflanzen gleichen in allen morphologischen Details dem Atlantischen Kohl (Abb. 3). Die Färbung der Blattstiele von Helgoländer Wildpflanzen variiert ebenfalls zwischen rötlich-violett und weißlich grün (Anonymus 2016). Auch die Wildpflanzen an der Atlantikküste von Südküste und am südlichsten Verbreitungspunkt in Galizien/Spanien (Fagúndez et al. 2015) sind morphologisch nicht von den Rügener Wildpflanzen zu unterscheiden (Beurteilung der Abb. 4 und 5 durch die Brassica-Forscher Dr. D. J. Hodgson, University Exeter, UK und Dr. J. Fagúndez, Universität Coruña, Spanien). Eine große Variabilität von Stiefelfärbung, Enzymausstattung, Pollenfertilität und Schädlingsresistenz ist charakteristisch für die Wildformen des Atlantischen Kohls sowohl innerhalb lokaler Populationen als auch noch ausgeprägter zwischen räumlich getrennten Populationen, die manchmal nur wenige km auseinander liegen (Gustafsson & Lannér-Herrera 1997a und b, Newton et al. 2009). Die Lebensdauer der Wildpflanzen wird mit sechs bis über zehn Jahren angegeben (Gustafsson & Lannér-Herrera 1997a, Snogerup et al. 1990).

### Herkunft

Die Ansiedelung des Wildkohls an den Kreidefelsen von Rügen ist wohl erst Ende des vorigen Jahrhunderts erfolgt. Die Pflanzen können großenteils nur jenseits der Sicherheits-Absperrungen oder mit dem Fernglas (am besten im Winterhalbjahr nach Entlaubung der Buchen) erfasst werden, so dass sie möglicherweise viele Jahre lang übersehen wurden. Fukarek & Henker (2005) erwähnen kein aktuelles oder historisches Wildvorkommen von *Brassica oleracea* in Mecklenburg-Vorpommern.

**Nächstgelegene wild wachsende Kohlpopulationen** Die geographisch am nächsten gelegenen Population mit Wildkohlphänotyp befindet sich etwa 110 km nordwestlich an der Kreideküste von Seeland/Dänemark (Christensen et al. 2014). Dort ist die Sippe ebenfalls seit ca. 20 Jahren bekannt. Es handelt sich phänotypisch aber nicht um Wildkohlpflanzen (siehe unten). Sie scheiden als mögliche Samenquelle für die Rügener Pflanzen deshalb aus. Eine große Wildkohlpopulation von mehreren tausend Pflanzen wächst 360 km westlich auf den Rotsandsteinfelsen und Schotterflächen der Insel Helgoland. Für Helgoland wird der Wildkohl bereits von Hoffmann (1829) und 1832 von Nolte in der Flora Danica erwähnt (Schultze-Motel 1986) und später von Christiansen & Kohn (1958), Dierschke & Walbrun (1986) und Walbrun (1988) behandelt. Christiansen (1962) hielt das Helgoländer Vorkommen für urwüchsig. Helgoland ist die wahrscheinlichste Quelle von Samen für die Ansiedlung der Pflanzen auf Rügen (siehe Diskussion).

**Hybridisierung zwischen Wildkohl und Kulturkohlsorten—die Seelandpopulation** Alle Wildkohlsorten und deren Kultursorten sind kreuzungskompatibel (Snogerup et al. 1990, Bothmer et al. 1995). Hybride zwischen Atlantischem Wildkohl und Kulturkohlsorten sollen sich phänotypisch dem Wildkohl nähern (Schwanitz 1960 zit. in Maggioni 2015), so dass für die Angleichung von

Kulturpflanzen an den Wildkohl-Phänotyp Einkreuzungen von Wildpflanzen zu fordern sind. Dafür sprechen auch Beobachtungen aus England, die in aufgelassenen Gärten am Rande von Küstenstandorten eine Angleichung von Kultursippen (u.a. von Rotkohl) in Wild-Phänotypen innerhalb weniger Generationen beschreiben (Mitchell 1976). Ein solcher Prozess könnte derzeit auch an der Kreideküste auf der dänischen Insel Seeland östlich der Stadt Rødvig stattfinden. Die dortige Kohlpopulation wurde als „putative wild population“ angesehen mit Phänotyp des Atlantischen Wildkohls (Christensen et al. 2014, Maggioni 2015, Maggioni brieflich). Genetische Untersuchungen dieser Autoren ergaben einerseits keine Unterschiede zu Wildpopulationen von Helgoland, England oder Frankreich und andererseits eine Nähe zu einer Landrasse des Grünkohls von Seeland. Eine Begehung des Wuchsortes östlich von Rødvig durch den Verfasser am 30. Dezember 2016 ergab einen Bestand von 72 mehrjährigen, wildwachsenden Kohlpflanzen, davon 42 mit abgeblühten Infloreszenzen. Eine am verholzten Stamm abgesägte, verblühte Pflanze besaß 4 Jahresringe (Blüte im 4. Jahr, Abb. 6). Mehrere abgestorbene Pflanzen besaßen 3–4 Jahresringe. Alle Pflanzen unterscheiden sich vom Wildkohl durch mäßig bis stark gekräuselte Blattränder (Grünkohleinschlag), vielfach blasig vorgewölbte Blattflächen zwischen den Nerven (ähnlich Wirsingkohl), Tendenz zur Kompaktierung der Blattrosetten (ohne echte Kopfbildung), Bildung von geschlossenen Blattspossen in den Blattachsen der Stammblätter (ähnlich Rosenkohl) und Bildung von neuen Trieben an vital bleibenden basalen Abschnitten von Infloreszenzästen bei dann meist blattlosem Hauptstamm. Die meisten dieser strukturellen Ausprägungen hat Kristoffersen (1924) durch Kreuzungen zwischen Grünkohl und Kopfkohlsorten beobachtet und durch Fotografien dokumentiert. Einige Pflanzen bei Rødvig hatten dunkelviolette Blätter wie Rotkohl. Solche Rötlinge wurden von Kristoffersen (1924) auch regelmäßig bei einzelnen Hybriden zwischen grünen Kohlsorten beobachtet (u.a. zwischen Grünkohl und Rosenkohl) und lassen nicht auf Rotkohl als eine der Elternarten schließen (zum Erbgang von „kohlrot“, siehe Kristoffersen 1924). Zur Klärung möglicher Hybridisierungsvorgänge ist hervorzuheben, dass am Rande des Bestandes bei Rødvig eine aktive Kippe für Gartenabfälle liegt mit Verwilderungen von *Alcea rosea*, *Bergenia spec.*, *Cotoneaster horizontalis* und verschiedenen anderen Ziersträuchern. Dort wurden Mitte der 1990er Jahre wurzelnde Exemplare von über die Klippenkante entsorgten Kulturkohlpflanzen gesehen (Jacobsen pers. Mitt.). Maggioni fotografierte 2005 eine am Kliff blühende Grünkohlpflanze mit charakteristisch dicht gekräuselten Blättern. Aus diesen Beobachtungen kann gefolgert werden, dass die heute dort in den angrenzenden Kreidehängen wachsenden Pflanzen keine Wildkohlpflanzen sondern Hybride von Kultursorten mit und ohne Beteiligung möglicher dort ursprünglich vorhandener Wildkohlpflanzen sind. Alle Pflanzen der Rødvig-Population wurden als Grundlage für eine weitere Verfolgung der phänotypischen Entwicklung dieser hybridogenen Kohlpopulation fotografiert. Ob allmählich eine phänotypische/genotypische Angleichung an den Atlantischen Wildkohl erfolgt und über welchen Zeitraum eine solche Angleichung an den Wildtyp möglich wäre, ist eine durchaus wichtige Fragestellung der Kohlforschung (siehe oben).

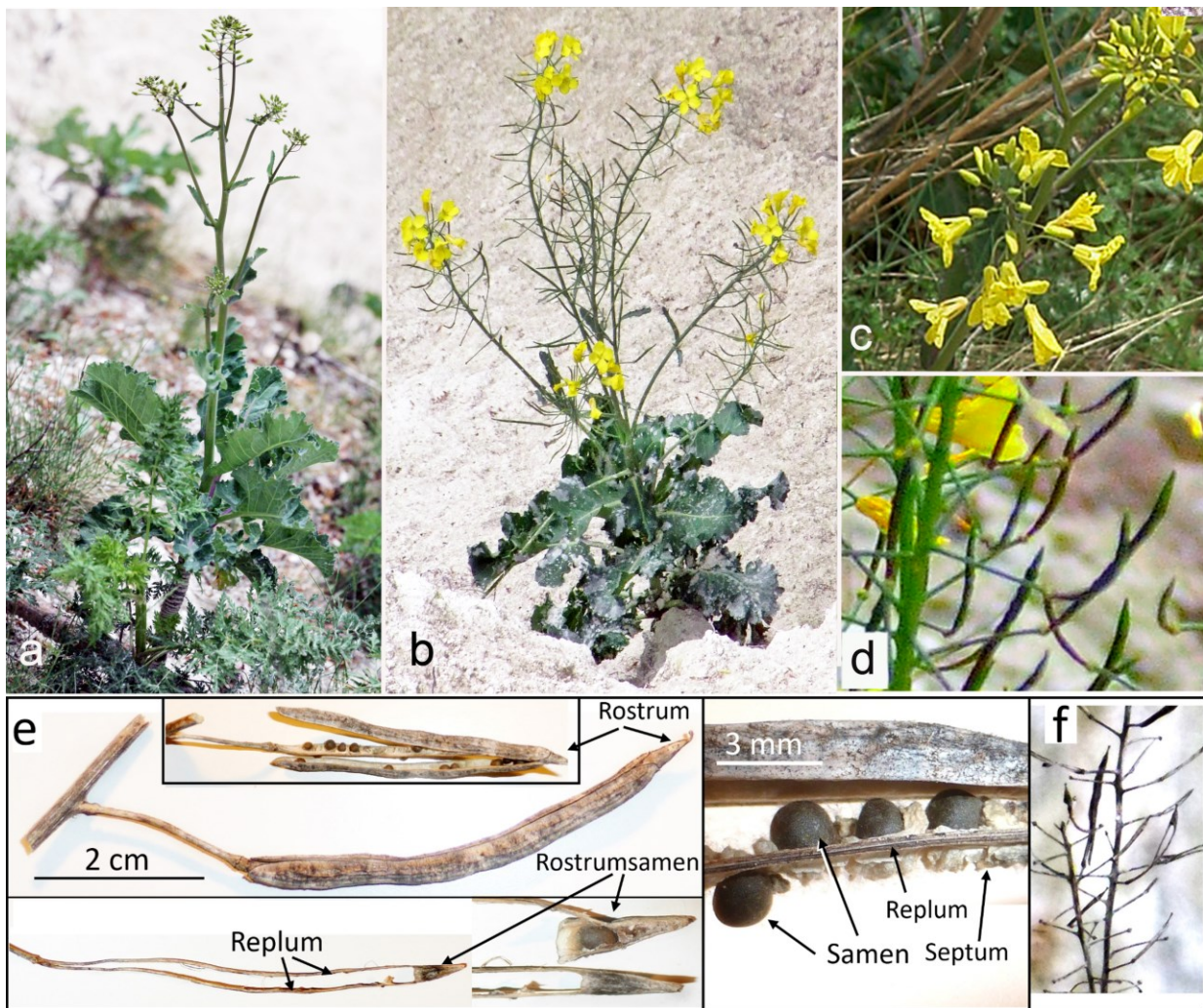


Abb. 5 Wildkohlpflanzen am Westhang des Königsstuhls in Blüte (a, b) mit Ausschnitten von Blütenstand (c, d) und Früchten (e, f). Rostrumsamen mit anhängendem Replumrahmen (mit Septum) wie auch nicht geöffnete Schoten wären für die Windverbreitung von Samen besonders geeignet. Die Sollbruchstelle liegt an der Verdickung des Fruchts蒂elendes (f).

Fig. 5 Flowering wild cabbage from South side of Königsstuhl cliff (a, b) with details of inflorescence (c, d) and silicles (e, f). Rostrum seeds with attached replum frame/septum as well as silicles with closed valves would considerably improve distribution of seeds by storms. The breaking point of silicles is located at knob-like thickenings at the end of pedicles (f).

## Diskussion

**Verwilderung** Eine vielfach vertretene Hypothese besagt, dass sich der Atlantische Kohl durch Verwilderung mediterraner Kultursorten des Kohls entwickelt hat (Übersicht in Maggioni 2015), die aus dem Mittelmeerraum von Römern oder Kelten an die Atlantikküste gebracht worden seien. Es ist aber schwer zu erklären, warum die Verwilderung von *Brassica oleracea* nicht auch im Mittelmeerraum stattgefunden hat, wo nach dieser Hypothese die vermuteten Kulturformen gezüchtet worden seien. Es ist zwar historisch gut belegt, dass zurückgehend bis in die Antike verschiedene mediterrane Kohle lokal gezüchtet wurden, in Griechenland wohl vor allem als Medizinalpflanzen (siehe u.a. Neutrofal 1927, Schulz 1936, Gates 1950, Schwanitz 1967, Schultze-Motel 1986). Diese sind aber sehr wahrscheinlich nicht die Ursprungssippen der jetzt weltweit verbreiteten Kultursorten (Grünkohl, Rosenkohl, Kopfkohle, Blumenkohl bis Broccoli). Das Chloroplastengenom und die Oberflächenwachse der Kul-

tursorten stimmen weitestgehend mit dem Atlantischen Kohl überein, so dass dieser heute als die Wildform der wichtigsten Kultursorten des Kohls anzusehen ist (Snogerup et al. 1990, Allender et al. 2007). Der atlantische Kohl hat den Mittelmeerraum im Rahmen der Westausbreitung der Wildkohle (Ursprung im afroarabischen Übergangsareal) wohl nach Durchlaufen einer genetischen Flaschenhalssituation unter Verlust einer Reihe genetischer Gemeinsamkeiten mit anderen mediterranen Kohlsippen (Allender et al. 2007, Mei et al. 2010) an die etwa 400 km entfernte Atlantikküste verlassen. Dort könnte sich *Brassica oleracea* allmählich spontan entlang der Küstenfelsen west- und nordwärts bis England (Mittelalter) und später nach Helgoland (und jetzt Rügen) ausgebreitet haben. Vögel (vor allem Möwen) haben wahrscheinlich bei der Ausbreitung in die nahrungsreichen menschlichen Siedlungsbereiche mit Fischereihäfen und Abfalldeponien eine Rolle gespielt (Mitchell 1976). Wann und wo die wichtigen heutigen Kultursorten entstanden sind, ist unbekannt. Kultursorten (Kopfkohle) sind seit dem 12. Jahrhundert aus Deutschland bekannt (Physica der Hildegard von Bingen, 1150-1160).

Aus der Hypothese, dass der Atlantische Wildkohl aus eingeführten mediterranen Kultursorten entstanden sei (Verwildierungshypothese) wird verbreitet gefolgert, dass wildtypisch aussehende Kohlpflanzen durch Verwildering der Kultursorten von *Brassica oleracea* spontan entstehen können. Das wurde u.a. durch Gates (1953) nahegelegt, der Kreuzungsexperimente zwischen Kultursorten des Kohls von Sutton (1908) und Kristoffersen (1924) inkorrekt dahingehend interpretierte, dass Pflanzen mit Wildkohl-Phänotyp spontan aus Kreuzungen zwischen Kultursorten entstehen würden. Solche Kreuzungen resultieren jedoch in phänotypisch klassischen intermediären F1- und F2-Hybriden zwischen den Eltern, die sich auffällig von den Wildformen unterscheiden (siehe auch Schultze-Motel 1986). Echte Rückkreuzungen zum Wildtyp-Phänotyp sind u.a. auch wegen ausgeprägter Selbstinkompatibilität (Selbstbestäubungsblock) der *Brassica*-Sippen erschwert (sporo- als auch gametophytisch wirksame S-Gene, Kemp & Doughty 2003). In Gartenerde ausgesäte Helgoländer Wildkohlsamen sollen spontan zur Entwicklung verschiedener Kulturformen geführt haben (Hoffmann 1829). Das widerspricht allen Erfahrungen mit in Kultur gebrachten Wildkohlpflanzen: Die ausgesäten Wildpflanzen wachsen nur üppiger, bleiben aber sonst phänotypisch unter Kulturbedingungen unverändert (u.a. Gates 1953).

Demzufolge gibt es keine überzeugenden Beweise für die Hypothese, dass aus Kultursorten des Kohls durch Selbst-Rückkreuzung oder durch (epigenetische) Aktivierung putativer dominanter Wildphänotyp-Gene spontan Pflanzen mit dem Phänotyp von Wildpflanzen entstehen könnten. Auch müsste bei einem solchen Mechanismus der 1-2 (3)-jährige Lebenszyklus der meisten Kultursorten zugunsten des multiannuellen (bis 10-jährigen) Zyklus der Wildkohlpflanzen überwunden werden.

Kurzfristige, meist annuelle Ansiedlungen von Kultursippen sind von Ruderalstellen, Steinbrüchen, Gewässeruferräumen beschrieben worden (Schultze-Motel 1986, Mitchell 1976, Rich 1991). Diese unterscheiden sich aber, wie oben ausgeführt und in Abb.6 illustriert, morphologisch eindeutig von den Wildkohlpflanzen der Küstenfelsen (siehe auch Mitchell & Richards 1979, Rich 1991).

**Verbreitung von Samen über größere Distanzen** Die Quelle der Samen der Rügener Wildkohlpopulation ist unbekannt. Helgoland ist die am nächsten gelegene Population des Atlantischen Wildkohls. Verschleppung von Samen durch Zyklone (Anemochorie) ist als natürlicher Ausbreitungsmechanismus zu diskutieren. Für die Windausbreitung geeignete Strukturen sind Samen in ungeöffneten Fruchtklappen und im Fruchtschnabel eingeschlossene Samen (Rostrumsamen), die bei Zerfall der Pflanzen abbrechen und durch Stürme verschleppt werden können. Der meist intakte Replumrahmen (Abb.6) könnte die Flugfähigkeit verbessern, insbesondere wenn das Septum erhalten bleibt. In beiden Fällen von geschnäbeltem Fruchtrahmen mit und ohne Septum führten diese Schoten-teile schraubenförmige Bewegungen beim Herabfallen aus (Beobachtung des Verfassers). Die Zunahme winterlicher Zyklone wird beispielsweise als Ursache der rezenten Ostausbreitung bestimmter atlantischer Moose nach Deutschland gesehen (Frahm & Klaus 1997). Seevögel sollen für die Ausbreitung des Wildkohls in Großbritannien maßgeblich sein (Mitchell & Richards 1979, Rich 1991) und könnten auch für die Ausbreitung (Ornithochorie) in

den Ostseeraum eine Rolle gespielt haben. Schließlich ist zu erwähnen, dass Samen von „Helgoländer Wildkohl“ im Saatguthandel vertrieben werden, u.a. auch in Mecklenburg (<http://www.manfredhans.de>).

**Atlantische Arealerweiterung** Ein Trend zur ostwärtigen Ausbreitung atlantischer Pflanzenarten ist in den letzten Jahren mehrfach berichtet worden. Zur Frage atlantischer Florenelemente in Mecklenburg-Vorpommern siehe Fukarek (1969). Beispiele für dieses Phänomen sind die Ostausbreitung von *Ilex aquifolium* (Skou et al. 2012), von *Crithmum* nach Helgoland und Nordfriesland (Kremer & Wagner 2001, Eigner 2014), *Oenanthe crocata* (Borcherding et al. 2015/ 2016) und *Euphorbia paralias* (Haacks et al. 2015/ 2016) nach Nordfriesland, oder die Ostausbreitung von *Ceratocarpus claviculata* in die Altmark und bis nach Vorpommern (Fukarek & Henker 2005, Rattay 2015). Auch das Vordringen von *Rubus ulmifolius* nach Helgoland (Martensen 1979 zit. in Jansen 2006) und an die Nordseeküste (Drenckhahn, unveröffentlicht) sowie nach Rügen (Henker & Kieseewetter 2006) könnte als atlantische Expansion interpretiert werden.

---

## Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Dr. Lorenzo Maggioni, (Rom/Italien) und Prof. Roland von Bothmer (Universität Lund/Schweden) für Angaben zur Population bei Rødvig und für Korrespondenz zu Evolutionsfragen von *Brassica oleracea*. Mein Dank gilt ebenfalls Dr. David Hudson (University of Exeter) und Dr. Jaime Fagúndez (University of A Coruña, Spanien) für hilfreiche Diskussionen und die Inspektion von Fotos von Wildkohlpflanzen auf Rügen. Herrn Jens Christian Schou (Hobro/Dänemark) und Herrn Prof. Niels Jacobsen (Universität Kopenhagen), danke ich für Auskünfte zum Vorkommen der wild wachsenden Kohlpopulation auf Seeland. Dr. Ingo Stodian (Nationalparkamt, Sassnitz) hat freundlicherweise die Fig. 5 c, d überlassen.

---

## Literatur

- Allender CJ, Allainguillaume J, Lynn J & King GJ (2007) Simple sequence repeats reveal uneven distribution of genetic diversity in chloroplast genomes of *Brassica oleracea* L. and (n = 9) wild relatives. *Theor Appl Genet* 114: 609–618
- Anonymus (2016) Klippenkohl.  
<https://www.google.de/search?q=klippenkohl&tbm=isch&tbo>
- Borcherding R, Gettner S & Slim PA (2015/2016) Der Safran-Wasserfenchel (*Oenanthe crocata* L.) eine für Deutschland neue Blütenpflanze an der Nordseeküste. *Kiel Not Pflanzenkd* 41: 54–57

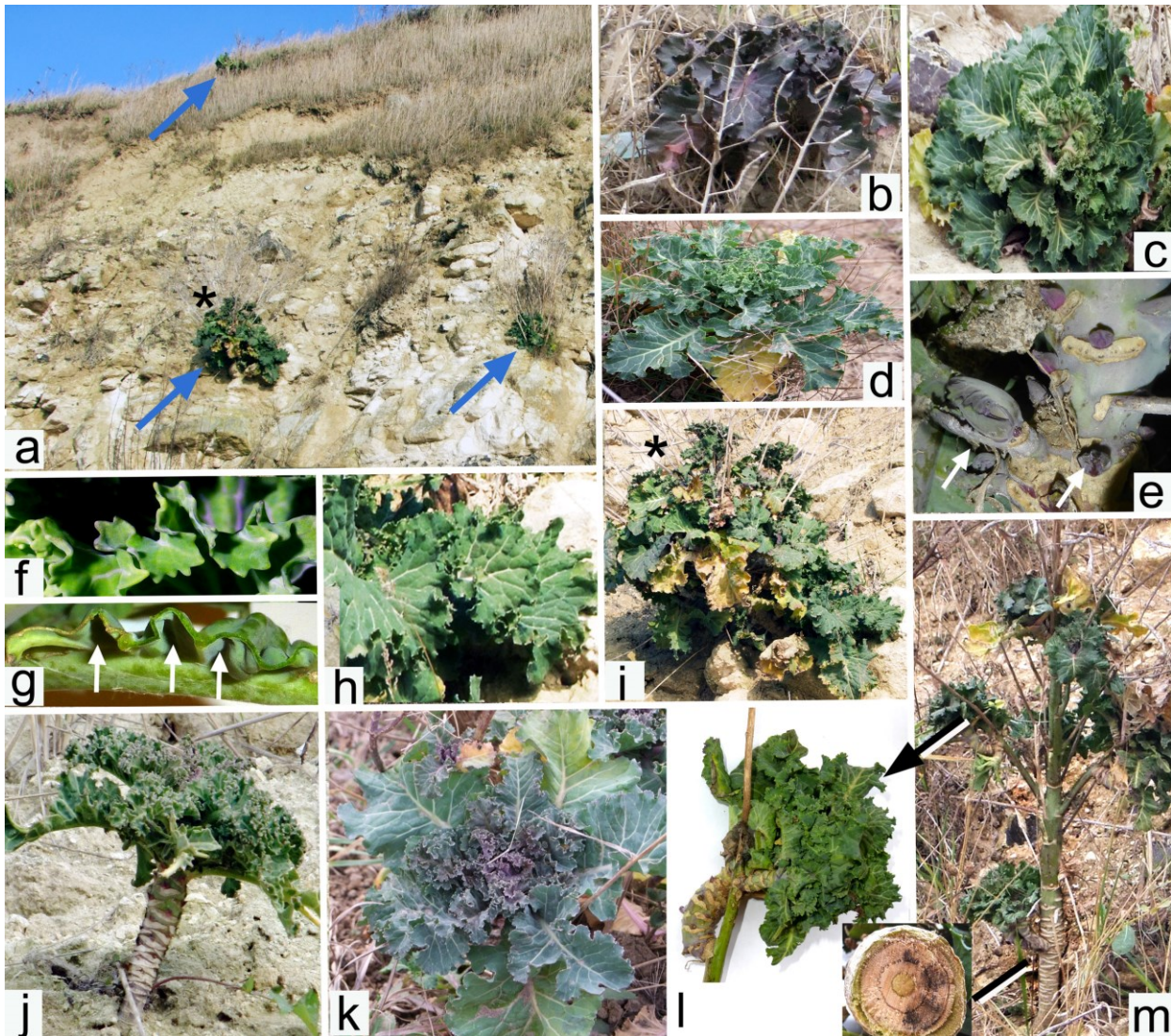


Abb.6 Wildwachsende Kohlhymide im Kreideküstenkliff am Ostrand von Rødvig auf Seeland (Pfeile in a). Die Pflanzen zeigen Merkmale von Grünkohl (Kräuselung der Blattränder in c, d, f, j, k, l), Wirsingkohl mit breiten Blättern und Wölbungen der Blattfläche zwischen den Nerven (c, g, h, i), Rosenkohl (Stammknospen in e), Rotkohl (b). Die Kohlhymide blühen im 3.–4. Kalenderjahr (Jahresringe) mit Erschöpfung der Blattbildung am Stamm (m). Neue Rosetten werden an Stammästen und Ästen des Blütenstands gebildet (i, l, m). Ähnliche phänotypische Erscheinungsformen, einschließlich einzelner rotblättriger Pflanzen wurden durch experimentelle Kreuzungen zwischen Grün- und Weißkohl erhalten (Kristoffersen 1924).

Fig. 6 Wild growing cabbage hybrids on the limestone cliff east of Rødvig on Zealand/Denmark (arrows in a). Plants resemble hybrids between cultured kale/cabbage varieties with features of kale (curled and lobed leaf margins in c, d, f, j, k, l), Savoy cabbage with broad leaves and embossed leaf parts between secondary veins (c, g, h, i), Brussels Sprouts (small heads in leaf axils in e), red cabbage (b). The plants flower in the 3rd–4th year (judged by year rings in cross section of stem, see m) when leaf formation at stem becomes exhausted (m). Several dead specimen were also 3–4 years old. New rosettes are formed at sprouts of stem and at basal parts of branches of the inflorescence (i, l, m). Many of these morphological features were obtained by experimental crossings between kale and (white headed) cabbage including red leaf colour of some offsprings (Kristoffersen 1924).

Christensen S, von Bothmer R, Poulsen G, Maggioni L, Phillip M, Andersen BE & Jørgensen RB (2011) AFLP analysis of genetic diversity in leafy kale (*Brassica oleracea* L. convar. *acephala* (DC.) Alef.) landraces, cultivars and wild populations in Europe. *Genet Resour Crop Evol* 58: 657–666

Christiansen W (1962) Neue Pflanzenfunde von Helgoland. *Die Heimat* 69: 173–175

Christiansen W & Kohn H-L (1958) Flora von Helgoland. *Abh Naturw Ver Bremen* 35: 209–227

Dierschke H & Walbrun B (1986) Die Vegetation der Fels-Steilküste von Helgoland. *Schr Naturw Ver Schlesw-Holst* 56: 35–46

Eigner J (2014) Der Meerfenchel (*Crithmum maritimum*) auf Pellworm. *Kiel Not Pflanzenkd* 40: 53–55

Fagúndez J, Cartea ME & Lema M (2015) New wild *Brassica oleracea* L. germplasm at its western distribution limit in the Iberian Peninsula. *Lazarus* 36: 51–57

- Frahm J-P & Klaus D (1997) Moose als Indikatoren von Klimafluktuationen in Mitteleuropa. *Erdkunde* 51 (3): 181-190
- Fukarek F (1969) Zur Verbreitung des atlantischen und borealen Geoelementes in Mecklenburg *Vegetatio* 19 (1/6): 1-7
- Fukarek F & Henker H (2005) Flora von Mecklenburg Vorpommern – Farn- und Blütenpflanzen. Hrsg Henker H & Berg C, Weissdorn-Verlag, Jena
- Gates R (1950) Genetics arid taxonomy of the cultivated *Brassica* and their Wild relative. *Bull Torrey bot Club* 77: 19-28.
- Gates RR (1953) Wild cabbage and the effects of cultivation. *J Genetics* 51: 363-372
- Gustafsson M & Lannér-Herrera C (1997a) Overview of the *Brassica oleracea* complex: their distribution and ecological specificities. *Bocconea* 7: 27-37
- Gustafsson M & Lannér-Herrera C (1997b): Diversity in natural populations of wild cabbage (*Brassica oleracea* L.) *Bocconea* 7, 95-102
- Haacks M, Janinhoff N, Petersen J, Stock M, Dauck H-P & Bertram G (2015/2016) Floristische Besonderheiten der Nordseeküstendünen Schleswig-Holsteins 2012-2014. *Kiel Not Pflanzenkd* 41: 105–123
- Harberd DL (1972) A contribution to the cyto-taxonomy of *Brassica* (*Cruciferae*) and its allies. *Bot. J. Linnean Soc* 65: 1-23
- Hoffmann F (1829) Einige Bemerkungen über die Vegetation und die Fauna von Helgoland. *Verh Ges naturf Freunde Berlin* 1:228-260
- Holubec V, Uzundzhaliyeva K, Vorosvary G, Donnini D, Bulińska Z & Strajeru S (2013) *Brassica oleracea*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T170110A6717557.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-1.RLTS.T170110A6717557.en>
- Jansen W (2006) Die Farn- und Blütenpflanzen Schleswig-Holsteins. Landesamt für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein, Rote Liste, Band 2 Brombeeren 1-45
- Kemp P & Doughty J (2003) Just how complex is the *Brassica* S-receptor complex? *J Exp. Bot.* 54: 157-168
- Kristofferson, KB (1924) Contribution to the genetics of *B. oleracea*. *Hereditas* 5: 297-364
- Maggioni L (2015) Domestication of *Brassica oleracea* L. Doctoral Thesis No 2015:74. Faculty of Landscape Architecture, Horticulture and Crop Production Science. Altnarp, Sweden
- Mei J, Li Q, Yang X, Qian L, Liu L, Yin J, Frauen M, Li J & Qian W (2010) Genomic relationships between wild and cultivated *Brassica oleracea* L. with emphasis on the origination of cultivated crops. *Genet Resour Crop Evol* 57: 687–692
- Mitchell ND (1976). The Status of *Brassica oleracea* L. subsp. *oleracea* (wild cabbage) in the British Isles. *Watsonia* 11, 97–103
- Mitchell ND & Richards AJ (1979) Biological flora of the British Isles — *Brassica oleracea* L.. *J Ecol* 67: 1087-1096
- Neutrofal F (1927): Zytologische Studien über die Kulturrassen von *Brassica oleracea*. *Oesterr Bot Z* 76: 105–115
- Newton EL, Bullock JM & Hodgson DJ (2009) Glucosinolate polymorphism in wild cabbage (*Brassica oleracea*) influences the structure of herbivore communities. *Oecologia* 160: 63–76
- Rathey F (2015): Das atlantische Element in der Flora der nordwestlichen Altmark (Sachsen-Anhalt). *Meeresbiolog Beitr* 26:17-24
- Rich TC (1991) Crucifers of Great Britain and Ireland. *BSBI Handbook* 6. Botanical Society of the British Isles, London
- Schulz OE (1936) *Cruciferae* In Engler A & Harms H (eds), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Band 17b: 227-658. Wilhelm Engelmann, Leipzig
- Schultze-Motel W (1986) Hegi, G. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* IV/1, 3. Aufl. Paul Parey, Berlin und Hamburg
- Schwanitz F (1967) Die Evolution der Kulturpflanzen. Bayerischer Landwirtschaftsverlag. München, Basel, Berlin
- Skou AMT, Toneatto F & Kollmann J (2012) Are plant populations in expanding ranges made up of escaped cultivars? The case of *Ilex aquifolium* in Denmark. *Plant Ecology* 213, 1131–1144
- Snogerup S, Gustafsson M & von Bothmer R (1990) *Brassica* sect. *Brassica* (*Brassicaceae*) I. Taxonomy and Variation. *Willdenowia* 19: 271-365
- Walbrun WB (1988) Die Vegetation der Insel Helgoland mit ihren pflanzensoziologischen Einheiten. – Seevögel, Zeitschrift Verein Jordsand, Hamburg, 9 (Sonderband): 61-71
- Wichmann MC, Alexander MJ, Hails RS & Bullock M (2008) Historical distribution and regional dynamics of two *Brassica* species. *Ecography* 31: 673-684

Detlev Drenckhahn, Werner Baumgartner, Ben Zonneveld

## Different genome sizes of Western and Eastern *Ficaria verna* lineages shed light on steps of *Ficaria* evolution

Published online: 22 November 2017  
© Forum geobotanicum 2017

**Abstract** The genus *Ficaria* is now considered to comprise eight Eurasian species. The most widespread European species is the tetraploid *F. verna* Huds. The present study provides evidence for the existence of two main lineages of *F. verna* that differ considerably in their genome size by about 3 pg. A Western *F. verna* lineage west of river Rhine displays a mean genome size (2C-value) of 34.2 pg and is almost precisely codistributed with the diploid *F. ambigua* Boreau (20 pg) north of the Mediterranean. The remaining part of Europe appears to be occupied by the Eastern *F. verna* lineage solely (mean genome size of 31.3 pg) which codistributes in South-Eastern Europe with the diploid *F. calthifolia* Rchb. (15 pg). There is little overlap at the boundary of Western and Eastern *F. verna* lineages with the occurrence of a separate intermediate group in The Netherlands (mean genome size of 33.2 pg) that appears to result from hybridization of both lineages. On the basis of these observations and further considerations we propose development of *F. ambigua* and *F. calthifolia* south of the Alps with subsequent divergence to populate their current Western and Eastern European ranges, respectively. The Western *F. verna* lineage is proposed to originate from autotetraploidization of *F. ambigua* (precursor) with moderate genome downsizing and the Eastern *F. verna* lineage from autotetraploidization of *F. calthifolia* (precursor).

**Keywords** *Ficaria verna*, *Ficaria calthifolia*, *Ficaria ambigua*, genome size, flow cytometry, evolution

Prof. Dr. Detlev Drenckhahn  
Julius-Maximilian University  
Department of Anatomy & Cell Biology  
Koellikerstr 6  
D 97070 Würzburg  
[detlev.drenckhahn@uni-wuerzburg.de](mailto:detlev.drenckhahn@uni-wuerzburg.de)

Prof. Dr. Werner Baumgartner  
Johannes Kepler University Linz  
Institute of Biomedical Mechatronics  
Altenbergerstr. 69  
4040 Linz  
[werner.baumgartner@jku.at](mailto:werner.baumgartner@jku.at)

Dr. Ben Zonneveld  
Naturalis Biodiversity Centre  
Postbus 9517  
2300 RA Leiden  
[ben.zonneveld@naturalis.nl](mailto:ben.zonneveld@naturalis.nl)

## Introduction

The Central European area north of the Pyrenees and Alps and north of the French and the Adriatic coast contains three species of the Genus *Ficaria*, i.e. *F. verna* Huds. (*F. verna* Huds. subsp. *verna*), *F. ambigua* Boreau (*F. verna* Huds. subsp. *fertilis* [A.R. Clapham ex Laegaard] Stace), and *F. calthifolia* Rchb. (*F. verna* Huds. subsp. *calthifolia* [Rchb.] Rchb. ex Nyman). The latter two are diploid ( $2n=16$ ) and fertile whereas *F. verna* is tetraploid ( $2n=32$ ) and largely sterile. *F. verna* propagates mainly by axillary tubercles that are absent from the two fertile diploid species (Damboldt 1974, Gill et al. 1972, Greilhuber 1974, Löve & Löve 1982, Marsden-Jones 1935, 1937, Veldkamp 2015, Sell 1994, Tutin et al. 1993).

North of the Mediterranean area *F. ambigua* and *F. calthifolia* are geographically largely separated, however, south of the Alps they overlap in the Italian Peninsula. *F. calthifolia* is a south-eastern species that reaches from the Italian Peninsula to Northern Greece, the Black Sea and the Southern Caucasian area and extends west- and northwards to Southern Poland and East and South Germany (Saxony, Brandenburg, Franconia). In contrast, *F. ambigua* is a western species that extends from Italy (Apennines, Sardinia, Elba, Piedmont) and the Iberian Peninsula northwestwards via France and Belgium to Great Britain and Ireland, and has isolated populations in Northern Denmark (Limfjord area, Sealand Odde) and Southwestern Norway (Jalas & Suominen 1989, Laegaard 1966, Sell 1994, Tutin et al. 1993, Veldkamp 2015).

*F. verna* covers most parts of the extra-Mediterranean European land mass northwards from the Pyrenees, Alps, the Adriatic coast and Northern Greece to Great Britain/Ireland, Norway, Sweden, Finland and further eastwards to the Black Sea coast and Kazakhstan. In Northern Italy (Lombardia and Istria) there is some local overlap with *F. ambigua* and *F. calthifolia* (Jalas & Suominen 1989, Tutin 1993). There are also records from Spain and even North Africa is mentioned (López González 1986).

In the course of flow cytometric (FCM) studies on the nuclear DNA content of European *Ficaria* taxa six specimens with *Ficaria verna* phenotype from Northern Poland and two from Austria displayed significantly lower genomic DNA content than western individuals and were tentatively interpreted to represent tetraploid *F. calthifolia* plants (Zonneveld 2015). This led us to a more systematic analysis on the genome size of *F. verna* throughout Central and Northern Europe. We also included in this survey *F. calthifolia* specimens from its northwestern boundary (Germany) and *F. ambigua* from the isolated population in

Northern Denmark to further supplement and validate the data set.

Nuclear DNA content can conveniently be measured by FCM using the fluorescent dye propidium iodide that intercalates stoichiometrically in the DNA double helix. Whereas most species in the genus *Ficaria* have the same chromosome number, differences in genome size (DNA 2C-value) have proven to be very effective in delimiting infrageneric divisions of *Ficaria* taxa (Zonneveld 2015). Genome size differences of 1 picogram (pg) obtained with FCM equal to a difference of nearly  $10^9$  base pairs. Hence, genome size data can supplement DNA sequence data that often rely on just a few 1,000 base pairs (Greilhuber 1998, 2005, Leitch et al. 1998, Ohri 1998, Vesely et al. 2011, Zonneveld et al. 2001, 2005, Zonneveld 2008, 2009, 2015).

## Materials and Methods

Plant material was collected by the authors and by other botanists who are listed in Zonneveld (2015) and in „Acknowledgements” of this study. Care was taken to ensure correct phenotypical identification of all plants.

### Flow cytometric measurement of DNA-2C value

Measurements were conducted as outlined in detail (Zonneveld 2015). In brief, if available, nuclei were extracted from petioles. If these were not available, root tubers or axillary tubercles were used with same results. For the isolation of nuclei, a piece of about 1 cm of the petiole or 0.5 cm of the tuber was chopped together with a piece of *Agave americana* L. ‘*Aureomarginata*’ (2C-value of 15.9 pg) which is used as an internal standard (Galbraith et al. 1983). The chopping was done at room temperature with a new razor blade in a Petri dish in 0.25 ml nuclei-isolation buffer to which 0.25 mg RNase/ml was added (changed after Bharathan et al. 1994). After adding 1.35 ml propidium iodide solution (50 mg PI/l in buffer) the suspension with nuclei was filtered through a 20 µm nylon filter. The fluorescence of the nuclei was measured half an hour and one hour after addition of propidium iodide, using a BD Accuri C6 flow cytometer (BD Accuri) equipped with a 488 nm laser suitable for propidium iodide. Data were analyzed by means of BD Accuri Cflow Plus software provided by the supplier. Plots were first gated to exclude debris on a scatter diagram (FL2-A vs FL1-A) and counted against FL2-A on a logarithmic scale. The DNA content of the sample was calculated as the sample peak mean, divided by the *Agave* peak mean, and multiplied with the amount of DNA of the *Agave* standard. At least two different samples, with each at least 2000–5000 nuclei, were measured twice for each specimen. Most histograms revealed a coefficient of variation of less than 5%. The standard deviation ( $\sigma$ ) was calculated for the DNA content of each specimen using all relevant measurements.

### Statistics

Data are presented as histograms using constant binning for all subsets of data performed by the public domain numeric environment GNU Octave Version 4.2.1 (Ubuntu 16.04.; Canonical, London, UK). For determination of the intrinsic distribution of genome sizes, i.e. to eliminate uncertainties due to the measurement process, a maximum likelihood deconvolution algorithm was used (Baumgartner & Drenckhahn 2002). As starting parameters 5 Gauß distributions with means 30, 32, 35, 37 and 39 pg with standard deviation  $\sigma=1$  and weights of 0.2 each were assumed. Convergence was reached after typically 100

iterations. All samples from the Netherlands were compared with the western and eastern samples using a general non parametric two sample test (BWS-test, Baumgartner et al. 1998). This method tests the null-hypothesis  $H_0$  that two independent samples belong to the same underlying distribution against the alternative hypothesis  $H_1$  that the underlying distributions differ significantly. Furthermore a bootstrapping approach was applied (Shao & Tu 1995).

## Results and Discussion

### Genome size of *Ficaria verna*

Diagnostic characters of *F. verna* are axillary tubercles, abortive nutlets, and multisegmental stems (e.g. Sell 1994, Zonneveld 2015, Drenckhahn, 2016). Previous measurements on nuclear DNA content (2C-value, genome size) of *F. verna* from Western Europe (Zonneveld 2015) resulted in a mean of 33.5 pg ( $\sigma=1.08$ ,  $n=46$ ). The mean genome size of 16 specimens from France, Switzerland, Belgium, UK and Ireland was 34.2 pg ( $\sigma=0.81$ ). In contrast, our analysis of 30 specimens from Central and Eastern Europe (Germany, Poland, Austria) revealed a significantly lower mean genome size of 31.3 pg ( $\sigma=0.42$ ). The genome size of *F. verna* specimens from the Island of Sealand (eastern Denmark), Uppsala (Middle Sweden) and Helsinki (Southern Finland) also belong to the Eastern Lineage with lower mean DNA content (31.5 pg,  $\sigma=0.48$ ,  $n=4$ ). Northern Denmark (32.8 pg,  $\sigma=0.42$ ,  $n=2$ ), South-Western Norway (32.8 pg,  $\sigma=1.08$ ,  $n=7$ ) as well as The Netherlands (33.2 pg,  $\sigma=0.94$ ,  $n=25$ ) can be considered mixed areas with coexistence of the Eastern and Western *F. verna* lineages and intermediates between both lineages (Fig. 2).

### Genome size of *Ficaria calthifolia*

*Ficaria calthifolia* is a diploid and fertile species with a monosegmental stem and a rosette of stem leaves. Diploid *F. calthifolia* has recently been reported to also occur in Southern and Eastern Germany (Drenckhahn 2016, Illig & Ristow 2015). Four samples from Bavaria, Brandenburg and Saxony had a mean genome size of 14.9 pg ( $\sigma=0.37$ ) and matched the genome size of four specimens from Hungary and Austria (15.1 pg,  $\sigma=0.59$ ). Triploid *F. calthifolia* plants are more robust with larger flowers, more fleshy blades, lack of leaflets at flower stalks and largely abortive nutlets (classified as *F. calthifolia* type 2, Drenckhahn 2016). Chromosome counts of one type-2 plant from Würzburg indicated triploidy and 2C-values of 4 different type-2 plants from Würzburg supported these counts (23.7 pg,  $\sigma=0.33$ ). At its south eastern distribution range on the island of Lefkas (West Greece) *F. calthifolia* types were detected that are phenotypically indistinguishable from type-2 *F. calthifolia* plants in Würzburg. Specimens collected by G. Dietrich on Lefkas are commercially sold by Sarastro Stauden, Austria. Mean genome size of five type-2 specimens from Lefkas was 23.3 pg ( $\sigma=0.30$ ) and, hence, almost identical to type-2 plants from Würzburg. Tetraploid *F. calthifolia*: One specimen from Lefkas (Sarastro Stauden, collected by G. Dietrich) resembled phenotypically diploid *F. calthifolia* plants. The mean genome size of three of these specimens was 31.6 pg ( $\sigma=0.30$ ) which indicates tetraploidy. Tetraploid plants with *F. calthifolia* phenotype were also reported from Hungary (Soó & Borhidi 1966).

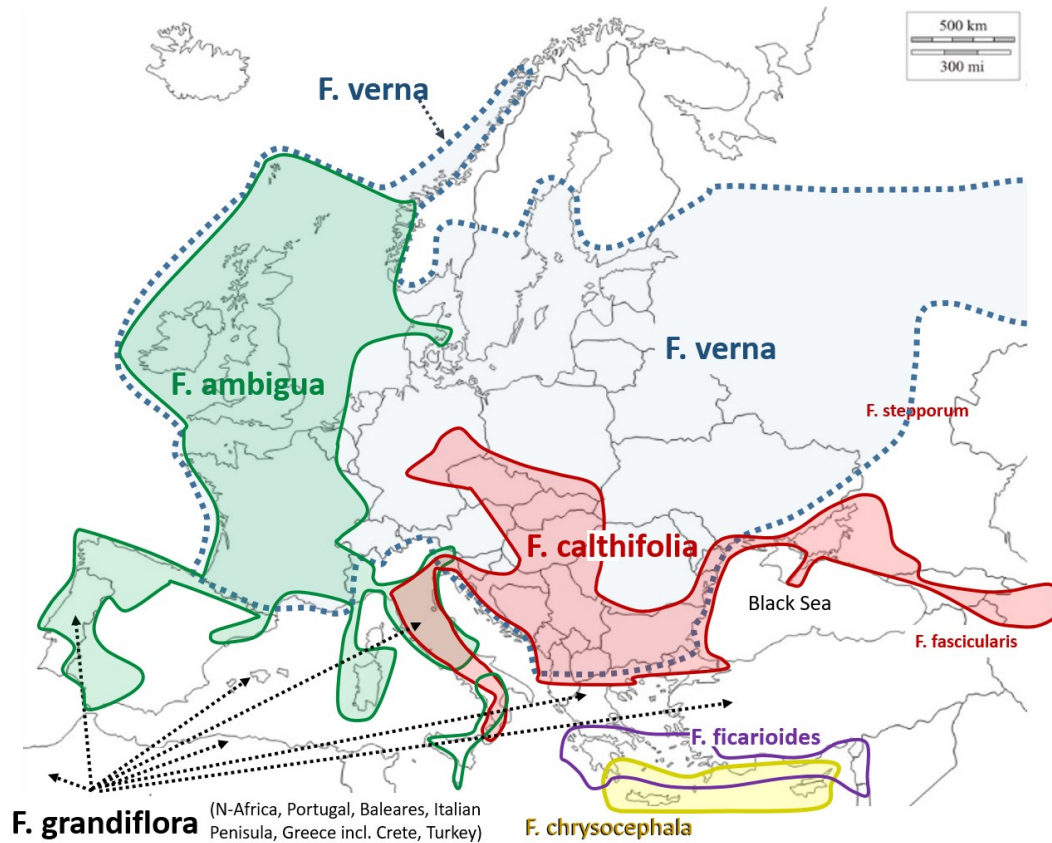


Fig. 1 Distribution of *Ficaria* species in Europe based on Meusel et al. 1965, Jalas & Suominen 1989, Veldkamp 2015. Records outside the main distribution ranges are not shown. The disjunct distribution of the less well characterized *F. grandiflora* was not included in this map, but arrows indicate the main sites of this collective species. *Ficaria grandiflora* is treated in Flora Iberica (López González 1986) as subspecies of *F. ambigua*, whereas in other areas it is defined as tetraploid fertile species with axillary tubercles (Veldkamp 2015). Red colour/line shows distribution of *F. calthifolia*. Boundary lines of the related diploid *F. stepporum* and tetraploid *F. fascicularis* are not shown.

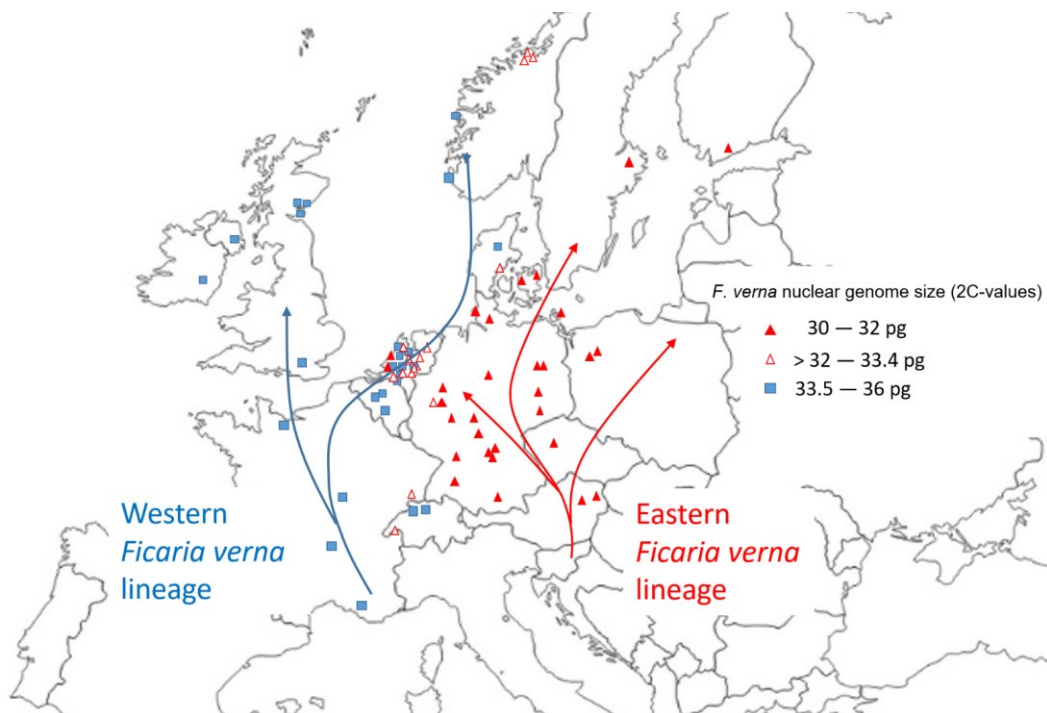


Fig. 2 Location of samples of *F. verna* and their respective genome sizes. Arrows indicate putative postglacial routes of dispersal of a Western *F. verna* lineage with a mean genome size of 34.2 pg and an Eastern *F. verna* lineage with a mean genome size of 31.3 pg. Both tetraploid lineages evolved probably by tetraploidization of *F. ambigua* and *F. calthifolia*, respectively, or precursors of these diploid species.

### Genome size of *Ficaria ambigua*

The genome size of 17 specimens of diploid *F. ambigua* from its Mediterranean (Sardinia) and Western European distribution area (Spain, France, Great Britain, SW Norway) displayed a mean genome size of 20.0 pg ( $\sigma=0.44$ ) (Zonneveld 2015). Three specimens collected 2017 in Northern Denmark (Limfjord area) are in full agreement with these data (19.9 pg,  $\sigma=0.19$ ). Thus *F. ambigua* appears to be a uniform entity with negligible variation of its genome size throughout its entire distribution range between Norway and the Mediterranean area.

### Western and Eastern *F. verna* lineages

The data of this study provide evidence for the existence of two main *F. verna* lineages throughout Europe that differ considerably in their genome size by about 3 pg, i.e. a Western *F. verna* lineage (Fig. 3b) west of river Rhine with an mean genome size of 34.2 pg ( $\sigma=0.81$ ,  $n=16$ ) and an Eastern *F. verna* lineage (Fig. 3c) east of river Rhine (Germany, Poland, Austria) with a mean of 31.3 pg ( $\sigma=0.42$ ,  $n=30$ ). Four specimens from Eastern Denmark, Sweden and Finland investigated in this study also belong to the Eastern *F. verna* lineage (31.5 pg,  $\sigma=0.48$ ). There is overlap between both lineages in The Netherlands with the occurrence of individuals with intermediate genome size (32–33 pg).

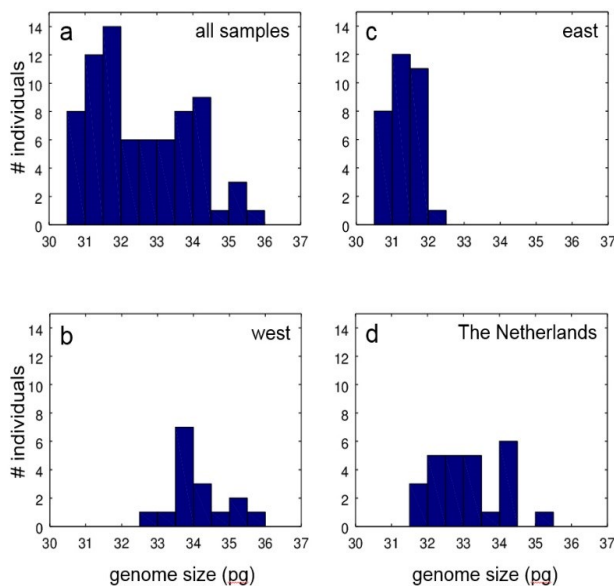


Fig. 3 Frequency distribution (histograms) of genome size of (a) all samples, (b) samples west of river Rhine including British Isles and Southern Norway, (c) samples east of river Rhine (Germany, Poland, Austria, Rest of Scandinavia), and (d) samples from The Netherlands.

The difference of about 3 pg nuclear DNA contents between the lineages of Western and Eastern *F. verna* corresponds to the DNA content of about  $3 \times 10^9$  base pairs or almost the DNA content of 3 average *F. verna* chromosomes. This is an enormous amount of DNA that cannot be explained by different ploidy levels as numerous chromosome counts of *F. verna* specimens throughout Europe confirmed tetraploidy (32 chromosomes) (Dobeš et al. 1996, Gill et al. 1972, Greilhuber 1974, Löve & Löve 1982, Pogan & Wcislo 1975). Triploid, pentaploid and hexaploid *F. verna* individuals were also reported (Anders-Gasser 1985, Marchant & Brighton 1974, Pogan & Wcislo 1975, Tröhler

1976). But these must be very rare because we did not detect any example among the 77 specimens examined in this study displaying a genome size that would match triploid, pentaploid or higher ploidy levels.

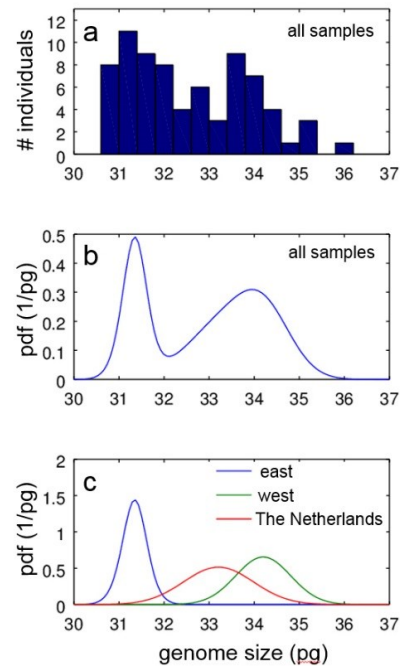


Fig. 4 (a) Histogram of all samples of *F. verna*. (b, c) Probability density function (pdf) of (b) all samples and (c) of samples of the three different geographical regions west of river Rhine (west), east of river Rhine (east) and The Netherlands analyzed by maximum-likelihood deconvolution algorithm. Western and Eastern *F. verna* are well separated as distinct lineages (peaks). Notably, the *F. verna* cohort of The Netherlands is not simply a mixture of eastern and western genome size types but, rather, comprises a separate Gaussian distribution indicative of a hybrid population between Western and Eastern *F. verna* lineages.

### Intermediate population in The Netherlands indicates hybridization between Western and Eastern *F. verna* lineages

The histograms in Fig. 3 and 4 are not only suggestive of distinct Western and Eastern *F. verna* lineages of but also suggest that the cohort of The Netherlands is not simply a mixture of both lineages but may comprise an independent third genomic entity intermediate between the Western and Eastern *F. verna* lineages. This possibility was analyzed by the maximum-likelihood deconvolution algorithm of Baumgartner & Drenckhahn (2002). This algorithm revealed three separate Gaussian distributions with mean ( $\mu$ ) peaks at  $\mu_1=31.3$  (east),  $\mu_2=34.2$  (west) and  $\mu_3=33.2$  pg (The Netherlands) and standard deviations of  $\sigma_1=0.36$ ,  $\sigma_2=0.60$  and  $\sigma_3=0.77$  pg, respectively. This is shown in Fig. 4. Notably, the specimens of The Netherlands do not simply represent a mixture of eastern and western genome size lineages but, instead, have to be considered an intermediate population that resulted to a large degree from hybridization between the Eastern and Western *F. verna* lineages.

This was also shown by testing the specimens from The Netherlands against the Western and Eastern *F. verna* lineages as well as by testing resampled groups comprising mixtures of eastern and western individuals. The BWS-test (Baumgartner et al. 1998) yielded for the specimens of

Western Europe (France, Switzerland, Belgium, Great Britain, Ireland, Norway) and The Netherlands a test value of  $B=6.22$  which corresponds to a significance level  $\alpha<0.001$ . Thus, the null-hypothesis has to be rejected and, instead, *F. verna* plants from The Netherlands have to be considered a separate entity and not simply a mixture of Western and Eastern *F. verna* lineages. The significance level between Eastern *F. verna* and the *F. verna* cohort of The Netherlands turned out to be even much higher ( $B=39.5$ ).

In order to further test the hypothesis of a separate *F. verna* population in The Netherlands a classical bootstrapping approach was performed (Shao & Tu 1995). For this purpose 16 individuals of the Eastern *F. verna* lineage were randomly selected by a random number generator and combined with 16 randomly selected individuals from the western lineage. This new sample was tested against the specimens from The Netherlands using the BWS-test. This was repeated 20-fold with different ratios (0.5–2) between western and eastern individuals. The average test values for each ratio ranged from 2.5 (corresponding to  $\alpha<0.05$ ) up to 11.3 ( $\alpha<0.0001$ ) further supporting the notion of a separate genome size population in The Netherlands intermediate between Western and Eastern *F. verna* lineages.

### Origin of *Ficaria verna*

The haploid set of eight chromosomes in *F. calthifolia* arranged according to their length and telomeric location were classified as chromosomes 1–8 (Greilhuber 1974) and A–H (Pogan & Wcislo 1975), respectively. Chromosome G (7) contains the nucleolus organizing centre (satellite) at the short arm and is responsible for the heterochromatic area (nucleolus) in interphase nuclei. The two diploid species (*F. ambigua*, *F. calthifolia*) contain two sets of chromosomes A–H and *F. verna* contains four sets of chromosomes, each with A–H characteristics, indicating close relationship between the three *Ficaria* species that coexist north of the Mediterranean area.

This led to the assumption that *F. verna* evolved from polyploidization of one of the two diploid species including some mutations (Pogan & Wcislo 1975). However, experimental tetraploidization of *F. ambigua* did not result in *F. verna*-like plants with axillary tubercles (Nicholson 1983), and tetraploid *F. calthifolia* plants (phenotype) were found in Hungary (Soó & Borhidi 1966) and on the Western Greek island of Lefkas (31.6 pg, this study) so that tetraploidization of *F. calthifolia* does also not appear to be sufficient to create plants with *F. verna* phenotype. Triploid *F. calthifolia* plants (Drenckhahn 2016, Pogan & Wcislo 1975, this study) also retain pheno-typical characteristics of *F. calthifolia*. Therefore, it appears more likely that the common A–H karyotype of *F. verna* and of the two diploid species (*F. calthifolia*, *F. ambigua*) originates from some common ancestral diploid *Ficaria* species.

However, in the light of the present observation of two geographically separate lineages of *F. verna* it appears more likely that these *F. verna* lineages evolved separately, i.e. the Eastern *F. verna* lineage with link to the evolution of *F. calthifolia* and the Western *F. verna* lineage with link to the evolution of *F. ambigua*.

This conclusion is based not only on the more or less precise overlap of the distribution of the Western *F. verna* with *F. ambigua* and the vast geographical overlap of Eastern *F. verna* with *F. calthifolia* but also on the fact that the genome size of the Eastern *F. verna* lineage (31 pg) is more or less double the genome size of *F. calthifolia* ( $2\times 15$  pg) and that the genome size of Western *F. verna* lineage (34 pg) is significantly higher towards double the genome

size of *F. ambigua* ( $2\times 20$  pg). It should be noted in this context that the pattern of variation in genome size in polyploid hybrids (e.g. the additivity of parental genome sizes) might be obscured by different post-polyploidization processes, in particular by genome downsizing (Leitch & Bennett 2004, Loureiro et al. 2010) so that the genome size of Western *F. verna* lineage below the expected size of 40 pg, might be a result of genome downsizing – given that Western *F. verna* emerged from autotetraploidization of *F. ambigua* precursor. However, allotetraploidization between *F. ambigua* (precursor) and *F. calthifolia* (precursor) should also be taken into consideration which would result in an additive genome size of 34–35 pg, perfectly matching that of Western *F. verna* lineage.

### Hypothesis of evolution of Western and Eastern *Ficaria verna* lineages

As the Italian Peninsula and its associated islands are a hot spot of *Ficaria* diversity (this region harbours four of the six European *Ficaria* species, Fig. 1) and, moreover, as *F. calthifolia* and *F. ambigua* broadly overlap on the Italian Peninsula we assume an important role of this central Mediterranean area not only for evolution of the three main northern *Ficaria* species but also for the genus *Ficaria* in general. If one considers an ancestral diploid *Ficaria* taxon as a fertile plant with a multisegmental stem (similar in phenotype to *F. ambigua*) the following steps might have occurred: 1. Spread to Greece with development to diploid *F. ficarioides* (precursor) that subsequently might have given rise to other Eastern Mediterranean *Ficaria* species (e.g. the tetraploid *F. chrysocephala*). 2. Development of separate lineages of *F. calthifolia* and *F. ambigua* that diverged south of the Alps to populate their current Eastern and Western European ranges. 3. Autotetraploidization of *F. calthifolia* precursor to give birth of the Eastern *F. verna* lineage and autotetraploidization of *F. ambigua* precursor to generate the Western *F. verna* lineage (Fig. 2). Alternatively, allotetraploidization between *F. calthifolia* and *F. ambigua* (precursors) would be another possibility for the origin of Western *F. verna* (see above).

An alternative origin of Western and Eastern *F. verna* lineages from a common *F. verna* precursor followed by splitting in the western and eastern geographic routes with different genome down- or upsizing is considered less likely.

Another obvious question is why the Western *F. verna* lineage is restricted to the Atlantic area and appears to be basically absent from Continental Europe east of the Rhine valley. One possible explanation would be that expansion during postglacial time of Eastern *F. verna* was faster or earlier than expansion of the western lineage and led to occupation of the land mass east of river Rhine before the Western *F. verna* lineage had reached that area. As rivers are important distribution vectors of plant material (i.e. tubercles, plant fragments, seeds) the Eastern *F. verna* lineage would have been in strategic advantage because once having reached the Bohemian / Franconian area plant material could have been translocated over long distances by rivers into the Baltic- and North Sea area (rivers Elbe and Oder / Odra) as well as into the Rhine basin via river Main.

### Concluding remarks

As outlined above, the two *F. verna* lineages, that differ by their genome size, are geographically almost completely separated and this we assume to result from separate origin of these lineages. As *F. verna* proliferates mainly vegetatively both lineages can be considered two different

clones. At sites where both lineages merge, specimens with intermediate genome size (32–33.5 pg) were encountered, i.e. in The Netherlands, Western Germany (one case), Southern Rhine valley (one case), Northern Denmark and Norway. These genome size intermediates indicate some kind of hybridization between both lineages (facultative sexuality of *F. verna*, has been shown by Mardsen-Jones & Turrill 1952). This seems to be most obvious in The Netherlands where *F. verna* constitutes a separate entity with a typical Gaussian distribution of intermediate genome size. The *F. verna* group of The Netherlands might represent the northern end of a Central European hybridization zone between Western and Eastern *F. verna* lineages that extends southwards along the Rhine area to the Western Alps.

## Acknowledgements

We are grateful to all persons who have collected and sent plant material. Those who provided material from the western countries and The Netherlands are listed in Zonneveld (2015). Materials from eastern and Scandinavian areas were kindly obtained by Dr. G. Gottschlich (Tübingen, Germany), Dr. S. Lang (Munich, Germany), Dr. G.H. Loos (Kamen / Bergkamen, Germany), Dr. M. Schnittler-Odenthal (Telgte, Germany), Prof. N. Jacobsen (Copenhagen, Denmark), Dr. M. Oergaard (Sörö, Denmark), Dr. J. Koopmann (Coszczno, Poland), Prof. L. Ehrendorfer-Schratt (Vienna), Dr. I. Krisai-Greilhuber (Vienna), Dr. M. Thulin (Uppsala, Sweden), Dr. H. Väre (Helsinki, Finland). We wish to thank Brigitte Bergmann (Aarhus) and J. C. Schou (Hobro) for provision of herbarium materials and for hints to growth sites of *F. ambigua* in Denmark and are grateful to Dr. W. Gutermann (Vienna) for enlightening discussions.

## References

- Anders-Gasser I (1985) Cytotaxonomische Untersuchungen an *Ranunculus*. Mitt. Naturforsch. Ges. Bern (Neue Folge) 42: 79–185
- Baumgartner W, Drenckhahn D (2002) An expectation–maximisation algorithm for the deconvolution of the intrinsic distribution of single molecule’s parameters. Computers and Chemistry 26: 321–326
- Baumgartner W, Weiß P, Schindler H (1998) A nonparametric test for the general two-sample problem. Biometrics 54: 1129–1135
- Bharathan G, Lambert GM, Galbraith DW (1994) Nuclear DNA contents of monocotyledons and related taxa. Am. J. Bot. 81:381–386
- Damboldt J (1974) *Ranunculus ficaria* Linneaus 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
- Drenckhahn D (2016) Morphologie und Jahreszyklus von *Ficaria vernalis* Rchb. – eine neu etablierte Sippe in Deutschland. Forum geobotanicum 7: 1–17
- Galbraith DW, Harkins KR, Maddox JM, Ayres NM, Sharma DP, Firoozabady E (1983) Rapid flow cytometric analysis of the cell cycle in intact plant tissues. Science 220:1049–1051
- Gill JBB, Jones BMG, Marchant CJ, Mcleish J, Ockendon DJ (1972) The distribution of chromosome races of *Ranunculus ficaria* L. in the British Isles. Ann. Bot. (Oxford) 36: 31–47
- Greilhuber J (1974) Ein Chromosomensatz von *Ranunculus ficaria* ssp. *calthifolius*. Mitt. Bot. Arbeitsgem. Oberösterreich. Landesmus. Linz. 6: 3–6
- Greilhuber J (1998) Intraspecific variation in genome size: A critical reassessment. Ann. Bot. (Oxford) 82, Suppl. A: 27–35
- Greilhuber J (2005) Intraspecific variation in genome size in angiosperms, identifying its existence. Ann. Bot. (Oxford) 95: 91–98
- Illig H, Ristow M (2015) *Ficaria vernalis* RCHB. (syn. *Ranunculus ficaria* subsp. *calthifolius* [RCHB.] ARCANG.) – über einen Neufund für Deutschland. Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg 147: 13–49
- Jalas J, Suominen J (red.) (1989) Atlas Florae Europaeae. 8. *Nymphaeaceae* to *Ranunculaceae*: 184–188, t. 1833–1838. Akateeminen Kirjakauppa, Helsinki.
- Laegaard S (1966) *Ranunculus ficaria* ssp. *fertilis* in Denmark. Bot. Tidskr. 61: 295–297
- Leitch IJ, Bennett MD (2004) Genome downsizing in polyploid plants. Biol. J. Linn. Soc. 82: 651–663.
- Leitch IJ, Chase MW, Bennett MD (1998) Phylogenetic analysis of DNA C-values provides evidence for a small ancestral genome size in flowering plants. Ann. Bot. 82 (Oxford), Suppl. A: 85–94
- Löve Á, Löve D (1982) Reports. In: Löve Á (red.), IOPB chromosome number reports LXXXVI. Taxon 31: 583–587
- López González G (1986) *Ranunculus* L. in Castroviejo S et al. (eds.) Flora Iberica Vol. I: 298–301. Madrid, Real Jardín Botánico
- Loureiro J, Trávníček P, Rauchová J, Urfus T, Vít P, Štech M, Castro S, Suda J (2010) The use of flow cytometry in the biosystematics, ecology and population biology of homoploid plants. Preslia 82: 3–21
- Marchand CJ, Brighton CA (1975) Cytological diversity and triploid frequency in a complex population of *Ranunculus ficaria* L. Ann. Bot. (London) 38: 7–15
- Marsden-Jones EM (1935) *Ranunculus ficaria* L.: life history and pollination. J. Linn. Soc. (London) 50: 39–55
- Marsden-Jones EM (1937) Pollination of *Ranunculus ficaria* L. by insects. J. Bot. 75: 133–141
- Marsden-Jones EM, Turrill WB (1952) Studies on *Ranunculus ficaria*. J. Genetics 50: 522–534
- Meusel H, Jäger EJ, Weinert E (1965) Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora, Karten: 168. Fischer, Jena
- Nicholson GG (1983) Studies on the distribution and the relationship between the chromosome races of *Ranunculus ficaria* L. in S.E. Yorkshire. Watsonia 14: 321–328
- Ohri D (1998) Genome size variation and plant systematics. Ann. Bot. (Oxford) 82, Suppl. A: 750–812
- Pogan E, Weislo H. (1975) Studies in *Ranunculus ficaria* L. III. Karyotype analysis. Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. 18: 79–102
- Sell PD (1994) *Ranunculus ficaria* L. sensu lato. Watsonia 20: 41–50
- Shao J, Tu D (1995) The Jackknife and Bootstrap. Springer, Berlin
- Soó R, Borhidi A (1966) Über einige Formenkreise der ungarischen und karpatischen Flora IV. *Ficaria*. Ann. Univ. Sci. Budapest Rolando Eötvös, Sect. Biol. 8: 297–300

- A. Tröhler (1976) Zytotaxonomische Untersuchungen an *Ranunculus ficaria* L.Mitt. Naturforsch. Ges. Bern (Neue Folge) 33: 21- 28
- 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
- Vesely P, Bures P, Smarda P, Pavlicek T (2011) Genome size and DNA base composition of geophytes: the mirror of phenology and ecology? Ann. Bot. (Oxford) 109: 65–75
- Zonneveld BJM, Iren F van (2001) Genome size and pollen viability as taxonomic criteria: Application to the genus *Hosta*. Plant Biol. 3: 176–185
- Zonneveld BJM (2008) The systematic value of nuclear DNA content for all species of *Narcissus* L. (*Amaryllidaceae*). Pl. Syst. Evol. 275: 109–132
- Zonneveld BJM (2009) The systematic value of nuclear genome size for all species of *Tulipa* L. (*Liliaceae*). Pl. Syst. Evol. 281: 217–245
- Zonneveld BJM, Leitch IJ, Bennett MD (2005) First nuclear DNA amounts in more than 300 angiosperms. Ann. Bot. (Oxford) 96: 229–244
- Zonneveld BJM (2015) Genome sizes of *Ficaria* Huds. (*Ranunculaceae*) indicate eight separate species. Gorteria 37:118–139

Detlev Drenckhahn, Ben Zonneveld

## ***Rubus viridilucidus* Drenckhahn, eine neue Brombeerart aus der Sektion *Corylifolii*, Serie *Subcanescentes***

***Rubus viridilucidus* Drenckhahn, a new bramble species of the section *Corylifolii*, series *Subcanescentes***

Published online: 21 December 2017  
© Forum geobotanicum 2017

**Abstract** *Rubus viridilucidus* Drenckhahn is a new member of the *Rubus* section *Corylifolii*, series *Subcanescentes*, with an average tetraploid set of chromosomes ( $2n=28$ ) and a genome size of 1.49 pg that matches the genome size of the related species of the series *Subcanescentes* *R. scabrosus*, *R. fasciculatiformis* and *R. fasciculatus* (1.52–1.54 pg). This species is distinguished by 3 to 4(5)-nate leaves with down curved roundish to broad obovate terminal and broad lateral leaflets with lucid-green glabrous upper side and light greenish grey, velvety pubescent lower side. Stems are roundish to obtusely angled, glabrous, green to reddish coloured, and armed sparsely with short, needle-like prickles (<4mm) and stalked glands. *R. viridilucidus* develops a second type of stem – denoted as panicle shoot – that is 0.8–1.6 m long, emerges directly from the rootstock and terminates apically in an inflorescence. Panicle shoots occur in *R. viridilucidus* in two varieties. The species prefers fallow land, quarries, road sides and margins of vineyards. It has a remarkable capability of propagation (about 1–2 m/year) as documented on the basis of satellite image (Google Earth) in combination with on-site surveys. The distribution area of *R. viridilucidus*, known so far, extends from Northern Baden-Württemberg to the most northern edge of Bavaria (Rhön mountains).

**Zusammenfassung** *Rubus viridilucidus* Drenckhahn ist eine tetraploide Brombeerart ( $2n=28$ ) aus der Sektion *Corylifolii*, Serie *Subcanescentes* mit einem Genomgewicht (2C-Wert) von 1,49 pg, das dem Genomgewicht verwandter Sippen der Serie *Subcanescentes* wie *R. scabrosus*, *R. fasciculatiformis* und *R. fasciculatus* (1,52–1,54 pg) aus Unterfranken entspricht. Charakteristische Merkmale sind 3–4(5)-zählige Blätter mit herab gekrümmten rundlichen bis breit obovaten Endblättchen und breit ovalen Seitenblättchen, die eine völlig unbehaarte, lichtgrüne, mattglänzende Blattoberfläche besitzen mit kontrastierender hell grünlich-grauer, samtig behaarter Blattunterseite. Die überwiegend rundlichen bis stumpf kantigen, lichtgrünen bis rötlich überlaufenen Schösslinge sind unbehaart und spärlich mit kurzen (<4mm) nadelförmigen Stacheln und wenigen Stieldrüsen besetzt. *R. viridilucidus* entwickelt zusätzlich zu den Blütenzweigen der zweijährigen Schösslinge (Ausbreitungsschösslinge) einen besonderen blühenden 0,8 bis 1,6 m langen Schösslingstyp aus, den Rispen-schössling, der direkt aus dem Wurzelstock entspringt und terminal in eine Blütenrispe ausläuft. Bei *R. viridilucidus* sind zwei verschiedene Typen von Rispen-schösslingen ausgebildet. Die Sippe wächst bevorzugt auf gestörten Flächen wie Brachen, Straßenrändern, Lagerplätzen, Weinbergrändern

und kann sich mit 1–2 m jährlichem Zuwachs (Satellitenbildauswertung, Vermessungen vor Ort) schnell ausbreiten. Die bekannt gewordenen Fundstellen erstrecken sich vom nördlichen Baden-Württemberg bis in den nördlichsten Teil von Bayern (Rhön)

**Keywords** New *Rubus* species, karyotype, panicle shoot, growth dynamics, *Rubus scabrosus*, *Rubus fasciculatiformis*, *Rubus fasciculatus*

Prof. Dr. Detlev Drenckhahn  
Julius-Maximilians University  
Department of Anatomy & Cell Biology  
Köllikerstr 6  
D 97070 Würzburg  
[detlev.drenckhahn@uni-wuerzburg.de](mailto:detlev.drenckhahn@uni-wuerzburg.de)

Dr. Ben Zonneveld  
Naturalis Biodiversity Centre  
Postbus 9517  
2300 RA Leiden  
[ben.zonneveld@naturalis.nl](mailto:ben.zonneveld@naturalis.nl)

## **Einleitung**

Im Zuge von botanischen Kartierungen in einem etwa 5000 km<sup>2</sup> großen Areal in Nordwest-Bayern, Nord-Baden-Württemberg und Ost-Hessen wurde eine bisher noch nicht beschriebene Brombeerart der Sektion *Corylifolii* – *Rubus viridilucidus* – gefunden, die in diesem Gebiet ziemlich häufig ist. An der Typus-Lokalität konnte die Ausbreitungsdynamik durch Satellitenbild und Untersuchungen vor Ort visualisiert werden. Eine Besonderheit von *Rubus viridilucidus* ist die Ausbildung eines bisher noch nicht beschriebenen Schösslingstyps, Rispen-schössling, der direkt aus dem Wurzelstock entspringt und terminal in eine Rispe ausläuft.

## **Material und Methoden**

Es wurde Pflanzenmaterial von 25 Wuchsorten ausgewertet, darunter 71 Schösslingsblätter mit je ~10 cm langen Schösslingssegmenten, die aus der Mitte der bogigen Abschnitte der Schösslinge (meistens zugleich die dicksten Abschnitte) von nicht oder gering beschatteten Büschen stammten. Die Zahl der Stacheln und Drüsen wurde an Schösslingen nur

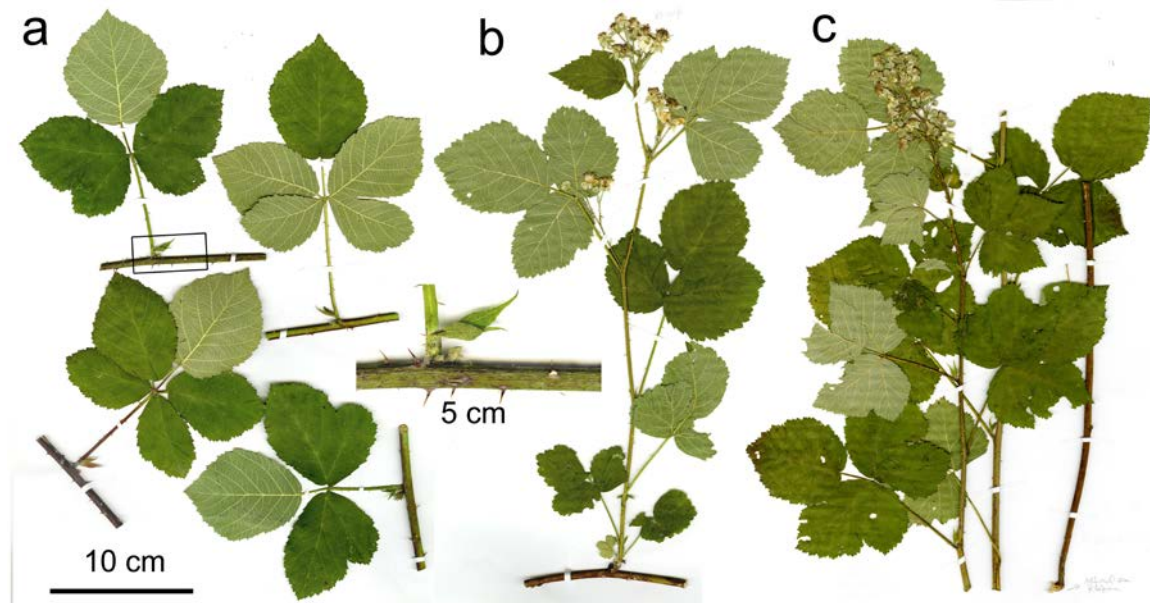


Abb. 1 Holotyp von *R. viridilucidus* (drei Herbarbögen), Würzburg Versbach, Maidbronner Weg 15, Brache und Hecken am Parkplatz des Sportplatzes (siehe auch Fig. 5). (a) Blätter (3- bis 5-zählig) mit Schösslingsabschnitt (Segment herausvergrößert), (b) Blütenast eines 2-jährigen Ausbreitungsschösslings (in Abb. 4 d–g vergrößerte Ausschnitte), (c) Rispenschössling (Typ 2). Die Endblättchen wurden umgewendet, um beide Seiten eines Blattes sehen zu können.

Fig. 1 Holotype of *R. viridilucidus* (three herbarium sheets), Würzburg Versbach, Maidbronner Weg 15, fallow land at parking area of sports field (see also Fig. 5). (a) Stem segments (one segment at higher magnification) with leaves (3- to 5-nate), (b) flowering branch of second year stem (magnified in Fig. 4 d–g), (c) panicle shoot (type 2). Terminal leaflets were turned over to see both sides of same leaves.

einseitig (ungefähr einem Fünftel des Schösslingsumfanges entsprechend) und an Blattstielen, Blütenstandsachse und Blütenstielen allseitig ermittelt und als Zahl pro Längeneinheit der betreffenden Struktur angegeben. Blüten: 11 Blüten/Frucht-Zweige von 10 verschiedenen Wuchsorten wurden untersucht. Kronblätter und Blütendurchmesser ( $n=10$ ) wurden direkt am Strauch und auf Fotografien der Blüten (mit angelegtem Zentimetermaß) gemessen. Für die Vermessung von Strukturen  $> 5$  mm wurde ein Lineal mit 0,5-mm-Skala verwendet. Strukturen  $< 5$  mm wurden an eingescannten (1200 dpi) Pflanzenteilen mit dem Messwerkzeug-Programm von Adobe Photoshop CS (Version 8.0.1) vermessen. Die quantitativen Angaben erfolgen überwiegend als arithmetisches Mittel  $\pm$  Standardfehler und Variationsbreite (durch Semikolon oder Klammer abgesetzt). Chromosomen wurden in Präparaten frischer Wurzelspitzen von eingewurzelten Ausbreitungsschösslingen gezählt (Details siehe Drenckhahn 2016), deren Ende vom Schössling abgeschnitten und anschließend für rund zwei Wochen lang in Töpfen mit feuchter Gartenerde kultiviert wurde. Die Bestimmung der Genomgröße (2C-Werte) erfolgte durch Durchflusszytometrie von Blattstielen (Details siehe Zonneveld 2015 und Drenckhahn et al. 2017).

## Ergebnisse, Diskussiom

***Rubus viridilucidus* Drenckhahn, spec. nov.** Würzburg-Versbach, Maidbronner Weg 15, fallow land and hedges at parking area of sports field, altitude 261 m, Topographische Karte TK 6125-423, 49°49.6360'N, 9°57.9925'E, 25. Juni 2017, ID 250617-1, leg. D. Drenckhahn, Holotypus (M), Fig. 1 a–c, Fig. 4 d–g.

**Stem** low arching (30–120 cm) at first, then trailing up to 6 m, in bushes climbing up to 2.5 m, subsequently hanging down, terete occasionally obtuse-angled with bulging or flat sides, diameter  $5.2 \pm 0.23$  (3–8,  $n=71$ ) mm, green becoming reddish on sun exposed sides (Fig. 2 c–e), glabrous with scattered (often light-headed) stalked glands  $4.7 \pm 0.24$  (0–16,  $n=86$ ) per 5 cm side, 0.3–1.1 mm long and with acicles and prickles (tubercles)  $2.4 \pm 0.19$  (0–7,  $n=83$ ) per 5 cm (Fig 2d); prickles  $4.8 \pm 0.25$  (1–6,  $n=83$ ) per 5cm side, more or less equal,  $3.2 \pm 0.1$  mm long (up to 3.9 mm), patent or declining, mostly straight to rarely slightly curved, green to dark reddish with light tips and often a differently coloured middle piece (reddish, dark or whitish), narrowed abruptly above base to oval profile  $0.5 \times 0.4$  mm in diameter, prickle base green or reddish, narrow oval ( $2.1\text{--}3.4 \times 0.7\text{--}1$  mm) and rather flat (0.6–0.8 mm high).

**Leaves** 3–4(5)-nate, pedate (5-nate leaves almost digitate),  $180.7 \pm 3.99$  (135–235,  $n=71$ ) mm long, in shade up to 275 mm, on upper side lucid- to middle green, shiny and completely hairless (glabrous) with varying numbers of sessile to short-stalked glands and small glandular protrusions, occasionally some short hairs on rhachis; underside of lamina and nerves light greenish grey and dense velvety pubescent (Fig. 3). Terminal leaflet  $83.7 \pm 1.08$  (65–107,  $n=71$ ) mm long,  $73.8 \pm 1.10$  (55–90,  $n=71$ ) mm broad, ratio of diameters  $1.34 \pm 0.06$  (1.0–1.37,  $n=71$ ), ovate/obovate to subrotund with gradually acuminate apex (10–15 mm) and emarginate or cordate base, fairly evenly compound serrate (2–4 mm deep) with main teeth broader and slightly more prominent, some occasionally retrorse, mostly moderately plicate, margin flat or slightly undulate, lamina/rhachis bow-like curved down; petiolule  $25.3 \pm 0.88$  (15–45,  $n=71$ ) mm, i.e.  $30.2 \pm 0.7\%$  (20–47.1%,  $n=71$ ) length of lamina. Lateral leaflets curved down like terminal leaflet,

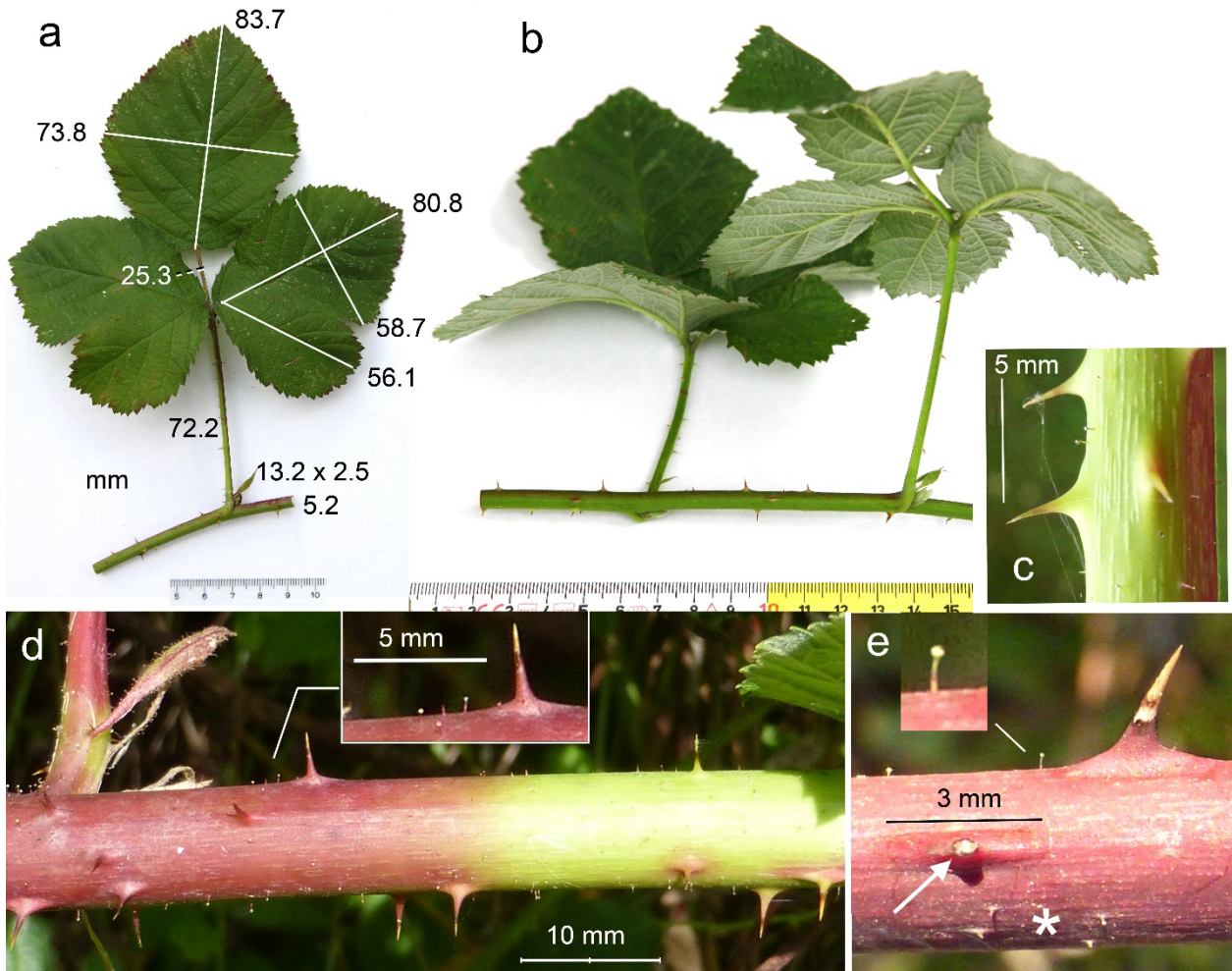


Abb. 2 Details von Schösslingen und Schösslingsblättern unmittelbar nach der Entnahme (a, b) oder in situ fotografiert (c–e). (a) Dreizähliges Schösslingsblatt (Oberseitenansicht) mit Durchschnittsmaßen (in mm). (b) Blätter mit typischer in vivo-Krümmung. (c, d) Schösslingsmerkmale bei starker Vergrößerung. Der Pfeil in (e) zeigt auf einen Querschnitt durch den Mittelabschnitt eines Stachels, das Sternsymbol markiert Stachelhöcker und Stachelborsten

Fig. 2 Details of stem and stem leaves photographed immediately after collection (a, b) or in situ (c–e). (a) Upper side of ternate stem leaf with average dimensions (in mm). (b) Two leaves with stem display characteristic curvature of leaflets. (c, d) Close ups of stems. Arrow in (e) points to profile of pricklet cut in middle portion; asterisk indicates pricklets and acicles.

5–10% shorter and narrower than terminal leaflet  $80.8 \pm 1.44$  (63–105) mm  $\times$   $58.7 \pm 0.83$  (45–80) mm ( $n=71$ ), petiolules 5–7 mm, but 2–3 mm when lateral and basal leaflets are fused. Basal leaflets  $58.1 \pm 1.1$  (45–70) mm  $\times$   $38.4 \pm 0.5$  (30–53) mm ( $n=29$ ), basal lobe of 3-nate leaves  $56.1 \pm 0.7$  (45–70,  $n=80$ ) mm long. Petiole with continuous upper sulcus,  $72.2 \pm 1.71$  (50–110,  $n=100$ ) mm long, i.e.  $40.4 \pm 0.35\%$  (30.2–48.1%) of leaf length ( $n=71$ ) and  $25.9 \pm 0.61\%$  (1–45%) longer than length of basal leaflets ( $n=29$ ); stipules mostly lanceolate and leafy,  $13.2 \pm 0.38$  (8–18) mm  $\times$   $2.5 \pm 0.16$  (1–5.3) mm ( $n=43$ ), surface hairy with stalked glands, margin with some stalked glands and fringed.

**Inflorescence** Flowering branches (collaterals) of 2<sup>nd</sup> year stem with 3–5 ternate leaves, the upper ones sparsely to moderately hairy on upper side, leaf at base of terminal corymb ternate or simple, occasionally 3-toothed bracteate. Inflorescence consisting of a compact terminal corymbose head of 7–22 flowers (3–6 cm high, 5–7 cm broad,  $n=26$ ) and 1–2 separate pedunculate flower clusters or small panicles (1–12 flowers) born in the 1–2 axils below, mostly

>50% shorter than their respective leaves; axis (rachis) slightly flexuose, green becoming reddish on sun exposed side with simple and tufted hairs (10–40 per 5 cm) increasing in number towards the terminal flower head, numerous stalked glands (20–50 per 5 cm,  $n=26$ ), thin prickles (8–15 per 5 cm,  $n=26$ ) straight or slightly curved (1.6–2.6 mm long); peduncles (1–5 cm long) clothed like the axis but with denser often appressed hairs appearing somewhat greyish in colour, prickles 0.8–1.8 mm straight slightly declining in length apically; pedicels  $13.3 \pm 0.52$  (6–31,  $n=93$ ) mm long and 0.5–0.8 mm thick (herbarium), with dense spreading to appressed simple or tufted hairs, glands  $37 \pm 5.2$  (14–60,  $n=12$ ) per cm with brown to whitish heads, sessile to stalked (0.1–0.25 mm), prickles  $7.8 \pm 2.8$  (4–12,  $n=14$ ) per cm, straight, patent, rather short ( $0.9 \pm 0.1$ ; 0.2–1.6,  $n=30$ ) mm; flowers 2.5–3 cm in diameter; reflexed sepals  $60 \pm 1.6$  (53–68,  $n=9$ ) mm, short pointed (1 mm), loosely reflexed after petal fall, inner side white felty, outer side densely clothed with simple and stellate hairs, no acicles, covered with 40–60 sessile or stalked brownish to whitish glands; petals white

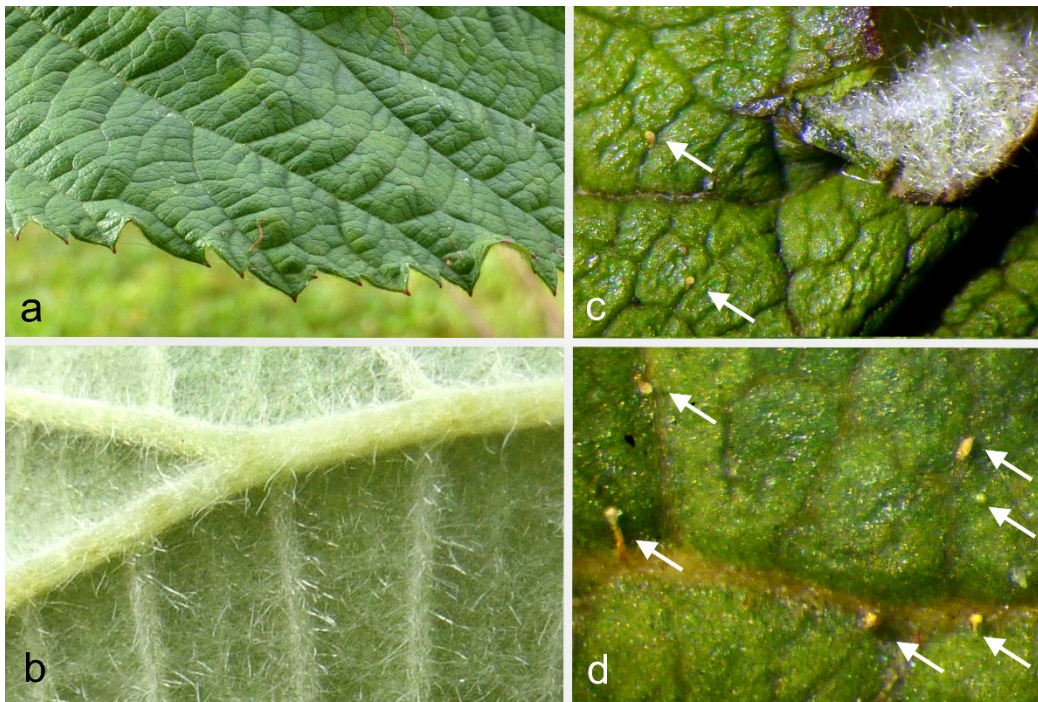


Abb. 3 Blattoberseite (a, c, d) und Blattunterseite (b). In (c) ist ein Teil der Blattunterseite durch eine Verletzung nach oben geklappt. Pfeile zeigen auf sessile und gestielte Drüsen.

Fig. 3 Upper surface (a, c, d) and lower surface (b) of leaves. In (c) parts of underside had flipped over through an injury. Arrows indicate sessile and stalked glands.

with slightly wrinkled surface, broad obovate or elliptical,  $\pm$  cuneate at base,  $12.6 \pm 0$  (9–15) mm long and  $9.4 \pm 0.2$  (7.6–11) mm broad ( $n=42$ ); stamens reflexed at petal fall, erect to clasping afterwards, 6–7 mm long exceeding styles, filaments white, anthers glabrous (white, turning brown); styles whitish green, carpels green, glabrous; receptacle with hairs (0.1–0.3 mm long); fruit 1–2 cm,  $\pm$  round, consisting of (1) 2–6 (11) black drupelets mixed with cryptic /underdeveloped ones. Flowering June.

**Panicle shoots** In addition to classical flowering collaterals of second year stems (described above), *R. viridilucidus* develops a second type of stem, denoted as panicle shoot (Drenckhahn, in preparation) that emerges directly from the rootstock and terminates apically in an inflorescence. In *R. viridilucidus* panicle shoots are up to 1.60 m long and mostly extend above the surface of bushes whereas flowering collaterals of second year stem are often rapidly covered by arching new stems and accompanying fast growing vegetation (e.g. *Urtica dioica*) and then often die back or stop growing and fruiting. Two types of panicle shoots are developed in *R. viridilucidus* (Fig. 2). Type-1 shoots develop concomitantly with classical flowering collaterals and largely resemble them except that type-1 panicle shoots are longer with a thicker stem axis (often irregularly angled) and develop mostly larger corymbose inflorescences with up to 50 flowers per head. Type-2 panicle shoots develop somewhat delayed and may grow until mid-July with a conspicuous narrow pyramidal or cylindrical inflorescence, 8–20 cm in length with rather short pedicles (mostly below 1 cm). Clothing (indumentum) including prickles is similar to normal flowering collaterals. In *R. viridilucidus* panicle shoots are annual structures that mostly die back in late summer or autumn. This applies also for most but not all panicle shoots of *R. caesius*. In other *Rubus* species such as *R. scabrosus* P. J. Müller, *R. rhombicus* H. E. Weber or *R.*

*pedemontanus* Pinkwart, panicle shoots are biannual structures and develop flowering collaterals in the second year, too (Drenckhahn in preparation).

**Chromosomes, Genome size** *R. viridilucidus* is tetraploid ( $2n=28$ ) as indicated by average of  $27.3 \pm 1.07$  (25–29,  $n=7$ ) chromosomes counted in seven well spread metaphase stages of root tips with tolerable overlay of (small) chromosomes. These counts are supported by nuclear DNA content (2C-values) of  $1.49 \pm 0.01$  (1.47–1.50) pg of four specimens (Bischofsheim, Versbach Type locality, Versbach Tännig, Würzburg Stein). The genome sizes of the related *R. scabrosus* (1.53 pg, w Versbach and 1.53 pg Würzburg Stein), *R. fasciculatiformis* H. E. Weber (1.54 pg) and *R. fasciculatus* (1.52 pg), the latter two from Hausen east of Schweinfurt, do not significantly differ from the genome size of *R. viridilucidus* and gives proof for tetraploidy of all these species. This was to be expected because all members of the series *Subcanescentes* examined so far, were reported to be tetraploid (Krahulcová et al. 2013). Genome size of *R. caesius*, a sexual and well established tetraploid ( $2n=28$ ) species, is in the same range (1.50 pg, Würzburg Aumühle).

**Taxonomy** The epithet *viridilucidus* refers to the glabrous, slightly shiny, lucid- to middle green upper surface of leaflets that stands out in marked contrast to the light grey (pale greenish), velvety under side (Fig. 3). Colonies of *R. viridilucidus* at its type locality in Würzburg-Versbach could even be identified on satellite image as lucid-green patches (Google Earth, Fig. 5). With its short-stalked lateral and basal leaflets, the rather broad stipules and continuous upper sulcus of petiole as well as slightly wrinkled petals it belongs undoubtedly to the Section *Corylifolii* (Weber 1995). As the closest phenotypical relatives are *R. scabrosus* and *R. fasciculatiformis*, *R. viridilucidus* seems best placed in the series *Subcanescentes* despite its hairless upper leaf side and

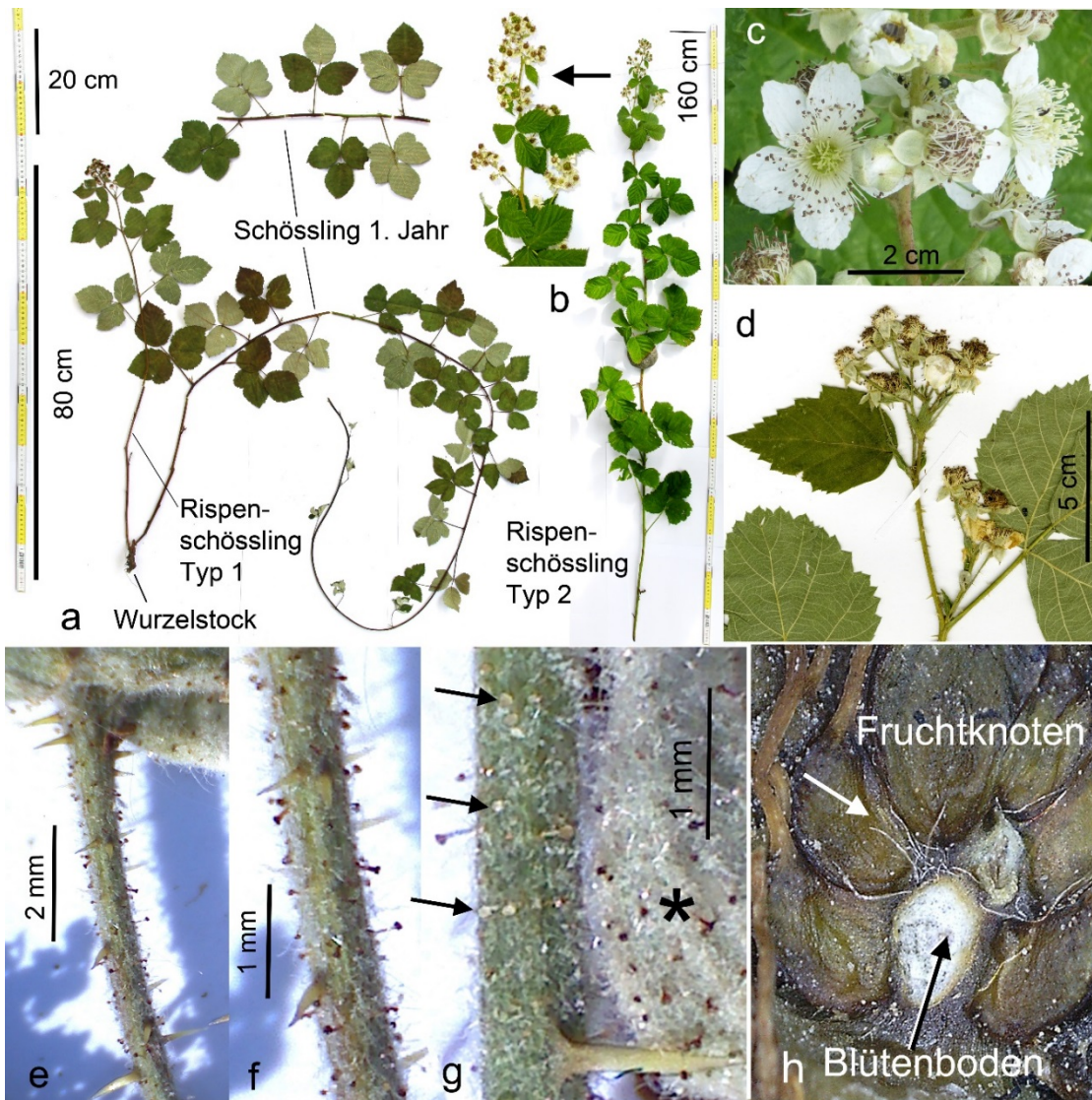


Abb.4 (a) Herbarisierte gesamte Pflanze mit Teil des Wurzelstocks, von dem ein ~2 m langer Ausbreitungsschössling und ein 80 cm hoher Rispen-schössling (Typ 1) entspringen. (b) Typ-2 Rispen-schössling, an der Basis abgeschnitten, und sofort nach der Entnahme fotografiert. (c) Blüten (in vivo) und (d) terminaler Abschnitt eines Blütenastes von einem zweijährigen Ausbreitungsschössling (Holotyp) mit (e–g) Nahaufnahmen von Blütenstielen. (h) Fruchtknoten mit behaartem Blütenboden (Pfeile). Beachte weißliche Drüsen, die sich kaum gegen die hellen Haare abheben (Pfeile in g) und dichten Drüsenbesatz der Kelchblätter (\*).

Fig. 4 (a) Herbarium specimen of entire (small) plant with part of rootstock from which a ~2m long stem and a 80 cm high panicle shoot (type 1) emerge. (b) Type-2 panicle shoot cut at base and photographed immediately after removal. (c) Flowers (in vivo) and (d) terminal part of flowering collateral of 2<sup>nd</sup> year stem (Holotype) with (e–g) close ups of pedicels. (h) Carpels with hairy receptacle (arrows). Arrows in (g) point to whitish glands that are difficult to reveal against the light hairy background; glands on sepal outer side are marked by asterisk.

stem (see also Matzke-Hajek 2004). Characteristic features distinguishing this bramble are the conspicuously down-curved broad terminal and lateral leaflets in combination with their completely hairless lucid green upper side as well as roundish glabrous stems which are covered rather sparsely with short, thin prickles and often appear liked glazed over and coloured yellowish green with reddish flush (like irregularly red-cheeked apples) (Fig. 2). Related *R. fasciculatiformis* (also 3- to 5-nate leaves) contains at least some hairs on upper leaf side, has an angled stem with flat to concave sides equipped with much stronger, longer and more numerous prickles (> 7 per 5 cm) and virtually lacks stalked glands.

## Deutsche Beschreibung

Vorbemerkung: Quantitative Angaben erfolgen aus Gründen der Übersichtlichkeit im deutschen Text nur als Mittelwerte mit Variationsbreiten ohne zusätzliche statistische Größen (Standardfehler, Zahl der untersuchten Objekte). Letztere können der englischen Typusbeschreibung entnommen werden.

**Schössling** flachbogig (30–120 cm) dann bis 5 m kriechend, in Hecken, Gebüsch bis 2,50 m hoch aufsteigend, dann herabhängend, meist rund aber auch gelegentlich stumpfkantig mit schwach gewölbten, selten auch flachen Seiten, Durchmesser 5,2 (3–8) mm, grün bis braunrötlich an besonnten Stellen (Fig. 2c–e), kahl, unregelmäßig stieldrüsig (4,7; 0–9, max.16) pro 5 cm Seite (Drüsen 0,3–1,1 mm lang)

zusätzlich oft mit Stachelborsten und Stachelhöckern (<1mm) 2,4 (0–7) pro 5 cm. Stachel 4,8 (1–6) pro 5 cm Seite, überwiegend gleichförmig, 3,2 (bis 3,9) mm lang, senkrecht bis schräge absteigend, gerade bis schwach gekrümmt, grün bis dunkel braunrot mit gelblicher Spitze, meistens andersfarbigem Mittelschnitt (dunkel bis weißlich), oberhalb des Stachelbasis auf 0,5 × 0,4 mm abrupt verschmälert, Stachelbasis grün bis rotbraun, 2,1–3,4 mm lang, 0,7–1 mm breit und 0,6–0,8 mm hoch.

**Blätter** 3–4 (5)-zählig fußförmig (Fig. 1, 2), 5-zählige Blätter annähernd handförmig, 180,7 (135–235) mm lang, im Schatten bis 275 mm; Spreiten mattglänzend licht- bis mittelgrün, oberseits völlig haarlos (nur einzelne Haare auf Rhachis) mit bis reichlich sessilen Drüsen (teils nur helle halbkugelige Vorwölbungen) und gestielten Drüsen (Abb. 3c, d), unterseits dicht hellgrau filzig und samtig behaart (Abb. 3). Endblättchen 83,7 (65–107) mm lang, 73,8 (55–90) mm breit, breit ovat/obovatum bis annähernd rund, allmählich zugespitzt (Spitze 10–15 mm lang), Basis ausgerandet bis schwach herzförmig, Serratur ziemlich gleichmäßig, schwach periodisch, 2–4 mm tief eingeschnitten, Hauptzähne breiter und etwas prominenter, gelegentlich auch auswärts geneigt, Blattoberseite meistens mäßig faltig, Ränder bis schwach wellig (Fig. 3), Lamina mit Rhachis bogenförmig nach unten gekrümmt, Laminahälften schwach bis mäßig V-förmig hochgestellt (Abb. 2). Endblättchenstiel 25,3 (15–45) mm lang, was 30,2 (20–47,1) % der Spreitenlänge entspricht. Seitenblättchen wie Endblättchen herabgekrümmt, ca. 5–10% kürzer und schmaler als Endblättchen: 80,8 (63–105) mm × 58,7 (45–80) mm, Stielchen 5–7 mm, bei Fusion mit Basalblättchen 2–3 mm. Basalblättchen 58,1 (45–70) mm lang und 38,4 (30–53) mm breit, Basallappen (von dreizähligen Blättern) 56,1 (45–70) mm lang, 25,9 (1–45%) kürzer als der Blattstiel. Blattstiel mit durchgehender Rinne, 72,2 (50–110) mm lang, entspricht 40,4 (30,2–48,1%) der Blattlänge. Nebenblättchen meist lanzettförmig laubig 13,2 (8–18) mm lang und 2,5 (1–5,3) mm breit, marginal meist stielförmig und gewimpert.

**Blütenstand** (Abb. 1, 4) Blütenast des 2-jährigen Schösslings mit 3–5 dreizähligen Blättern, das oberste an der Basis des terminalen Blütenstands ebenfalls dreizählig oder einfach, gelegentlich auch als dreizipfliges Deckblatt ausgebildet, die oberen Blättchen oberseitig bis mäßig behaart. Infloreszenz meistens als kompakte terminale 7–22-blütige Scheindolde ausgebildet (3–6 cm × 5–7 cm) meistens um 1–2 weitere separate kleinere Scheindolden oder Rispen (mit 2–10 Blüten) in den 1–2 Blattachsen unterhalb erweitert, diese meist >50% kürzer als die zugehörigen Blätter; Blütenstandsachse leicht gewinkelt, grün bis rötlich (besonnte Abschnitte) mit spärlichen einfachen bis Büschel-Haaren (10–40 pro 5 cm), in Richtung zur terminalen Scheindolde zahlreicher werdend, reichlich Stieldrüsen (20–50 pro 5 cm) und dünnen geraden bis schwach gekrümmten 1,6–2,6 mm langen Stachelchen (8–15 per 5 cm); Rispenäste 1–5 cm lang ähnlich bekleidet wie die Achse aber mit dichter meist anliegender Behaarung und dadurch grauer erscheinend, Stachelchen 0,8–1,8 mm, distal an Länge abnehmend; Blütenstiele 13,3 (6–31) mm lang und 0,5–0,8 mm dick (Herbar), mit dichter absteigender bis anliegender Behaarung, Drüsen zahlreich (37; 14–60) pro cm teils sessil, überwiegend gestielt (0,1–0,25 mm lang) bräunlich, auch unscheinbar weißlich, Stachelchen 7,8 (4–12) per cm, gerade absteigend, 0,9 (0,2–1,6) mm lang; Blüten 2,5–3 cm im Durchmesser; Kelchblätter sind nach dem Abblühen

zurückgeschlagen (60,1; 53–68) mm, kurz bespitzt, weißlich bis hell grau mit pelziger kurzer Behaarung ohne Kelchstachelchen, besetzt mit 40–60 sessilen oder kurz gestielten bräunlichen bis weißlichen Drüsen; Kronblätter weiß mit leicht gefalteter Oberfläche, breit eiförmig mit keilförmiger Basis, 12,6 (9–15) mm lang und 9,4 (7,6–11) mm breit; Staubblätter zuerst aufrecht, dann spreizend und schließlich nach Fall der Kronblätter über die Frucht gekrümmt und sich braun verfärbend, 6–7 mm lang etwas länger als die Griffel, weiß, Antheren weißlich, unbehaart; Griffel mit Narbe weißlich grün, Fruchtknoten unbehaart grün; Blütenboden kegelförmig, behaart (0,1–0,3 mm lange Haare); Frucht 1–2 cm im Durchmesser, rundlich mit (1) 2–6 (11) schwarzen Teilfrüchten und mehreren fehlentwickelten, kleineren Teilfrüchten (Fig. 5). Blütezeit im Juni, Frucht reife im Juli.

**Rispenschösslinge.** *R. viridilucidus* entwickelt zusätzlich zu den Blütenzweigen der zweijährigen Schösslinge (Ausbreitungsschösslinge) einen weiteren Schösslingstyp, für den der Name Rispenschössling vorgeschlagen wird (Drenckhahn in Vorbereitung). Rispenschösslinge entspringen direkt aus dem Wurzelstock und enden terminal in einer Blütenrispe. Bei *R. viridilucidus* werden Rispenschösslinge 0,5–1,60 m lang und ragen meistens aus der Gebüschoberfläche hervor. Die Blütenzweige der 2-jährigen Ausbreitungsschösslinge werden oft durch neue Schösslinge und Begleitvegetation wie Brennnesseln schnell überwachsen und sterben dann vorzeitig ab oder beenden die Fruchtentwicklung. *R. viridilucidus* bildet zwei verschiedene Typen von Rispenschösslingen aus: Der Typ 1 entwickelt sich zeitgleich mit den Blütenzweigen der 2-jährigen Ausbreitungsschösslinge und entspricht weitgehend deren Bau. Er ist aber länger, kräftiger, teils unregelmäßig kantig, mit größeren korymbösen Blütenständen mit bis zu 50 Blüten. Der Typ 2 entwickelt sich meistens etwas verzögert und blüht oft erst im Juli mit einer zylindrischen bis schmal pyramidalen Infloreszenz, 8–22 cm lang, mit sehr kurzen Blütenstielen (überwiegend unter 1 cm). Indument und Bestachelung der Rispenschösslinge entsprechen den Blütenzweigen der Ausbreitungsschösslinge. Die Rispenschösslinge von *R. viridilucidus* sind annuelle Strukturen, die meistens schon im Spätsommer und Herbst absterben. Das trifft auch für die meisten Rispenschösslinge von *R. caesius* zu. Bei anderen Brombeeren wie *R. scabrosus* P.J. Müller, *R. rhombicus* H.E. Weber oder *R. pedemontanus* Pinkwart sind Rispenschösslinge biannuelle Sprosse, die im zweiten Jahr noch Blütenzweige ausbilden.

**Chromosomenzahl:** *R. viridilucidus* ist tetraploid (2n=28). Das konnte aus Zählungen von Chromosomen in Metaphase-Zellen von Wurzelspitzen von einem frisch eingewurzelten Schössling abgeleitet werden: Durchschnitt 27.3±1.07 (25–29) Chromosomen. Messungen des DNA-Gehaltes (Genomgröße) der Zellkerne (2C-Werte) von 4 Pflanzen ergaben 1,49±0,01 (1,47–1,50) pg (nördlich Versbach, westlich Versbach, Würzburger Stein, Bischofsheim), was ebenfalls für tetraploide Pflanzen spricht. Auch der nukleäre DNA-Gehalt verwandter Vertreter der *Subcanescentes* wie *R. scabrosus* (1,53 pg, westlich Versbach und Würzburger Stein), *R. fasciculatiformis* H.E. Weber (1,54 pg) und *R. fasciculatus* P.J. Müller (1,52 pg), beide östlich Schweinfurt (Hausen), wiesen einen fast identischen DNA-Gehalt auf und sind somit auch tetraploid. Das war zu erwarten, weil alle bisher untersuchten Vertreter der Serie *Subcanescentes* sich als

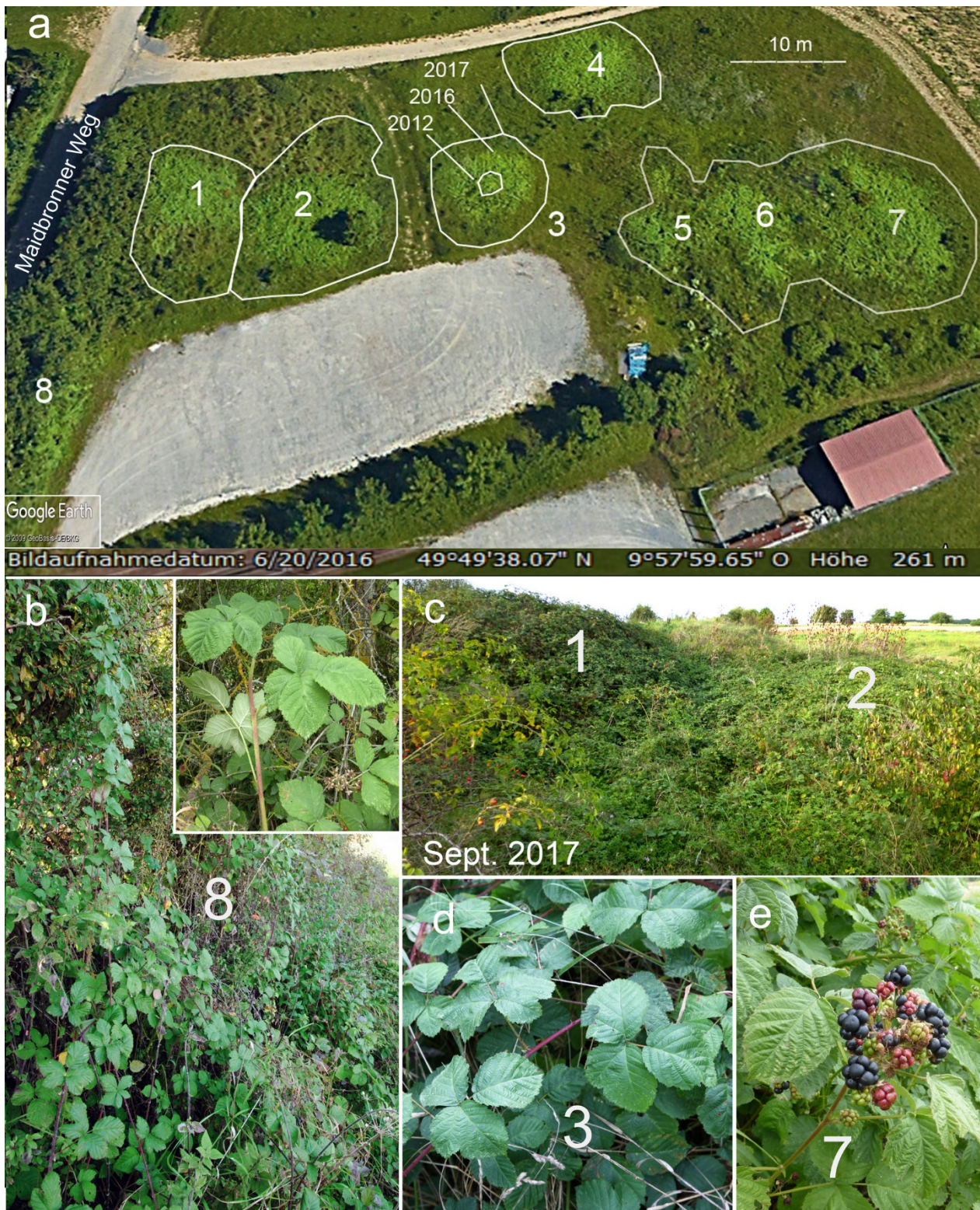


Abb. 5 (a) Satellitenbild der Typus-Lokalität (Google Earth ©, 20. Juni 2016) mit deutlich sichtbaren lichtgrünen Kolonien von *R. viridilucidus* (1–7) und Beständen in Hecken (8). (b–e) Fotografien von fünf der in (a) nummerierten Stellen dokumentieren, dass es sich um *R. viridilucidus* handelt. Die weißen Umrandungslinien in (a) zeigen den Rand der einzelnen Kolonien im September 2017. Der Kreis im Zentrum der Kolonie 3 zeigt die Lage eines ca. 2m<sup>2</sup> großen Busches, der dort im Juli 2012 auf einem flachen Erdhaufen registriert wurde.

Fig. 5 (a) Type locality with growth sites of *R. viridilucidus* seen on satellite image (Google Earth ©, 20 June 2016) as lucid-green colonies (1–7) and hedge-associated structures (8). (b–e) Photographs taken from five of these sites on ground document that shape and size of lucid-green patches (structures) seen in satellite image precisely match with *R. viridilucidus* vegetation. White lines in (a) mark periphery of colonies as they were recorded on ground in mid-September 2017. The circle in the centre of colony 3 marks the location of an initial bush (~2m<sup>2</sup>) recorded in 2012 on a flat mound of soil.

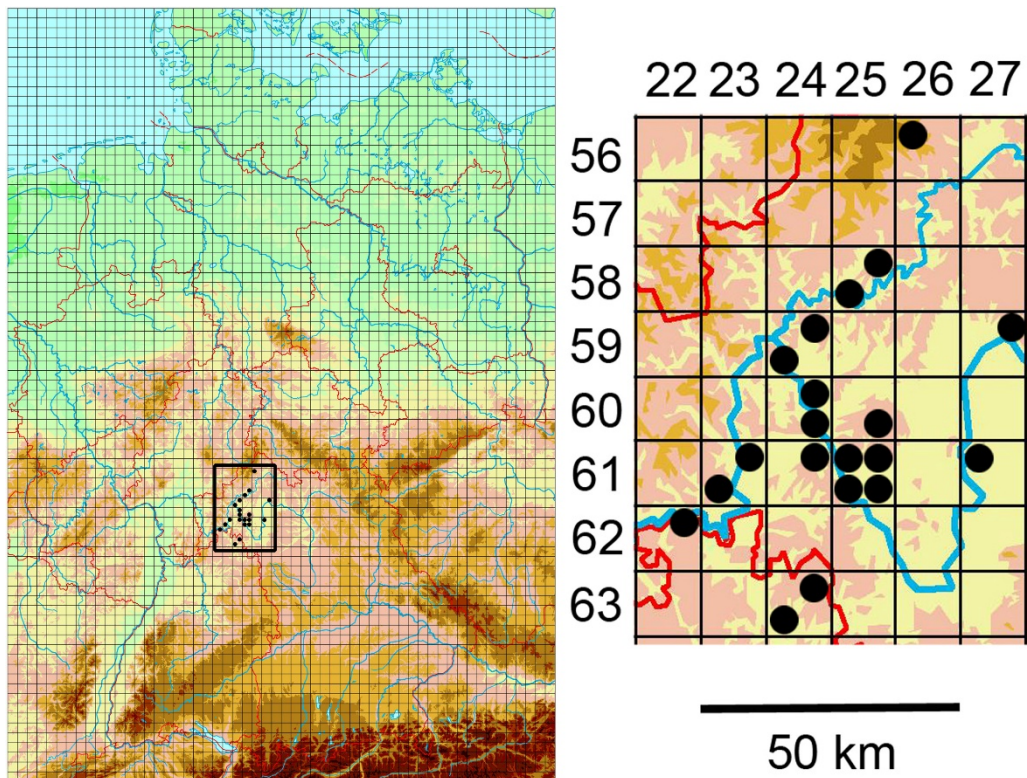


Abb. 6 Bekannte Verbreitung von *R. viridilucidus* auf der Grundlage von Quadranten der topographischen Karten (TK) 1:25.000. Die Untersuchungen haben sich auf das eingeraumte Gebiet beschränkt

Fig. 6 Known distribution of *R. viridilucidus* mapped on the basis of the topographical map grid 1:25.000 at quadrant resolution. Survey was confined to the boxed mapping area.

tetraploid ( $2n=28$ ) erwiesen haben (Krahulcová et al. 2013). Auch *R. caesius* L., eine fertile und stets tetraploide Rubussippe, besitzt eine vergleichbare Genomgröße (1,50 pg, Würzburg).

**Taxonomie** Das Epitheton steht für die matt glänzende, licht- bis mittelgrüne, kahle Blattoberfläche, die in auffälligem Kontrast zur hell grün-grauen, filzig-samtigen Blattunterseite steht. Die Sippe gehört zur Subsektion *Corylifolii* (Weber 1995): kurz gestielte Seiten- und Basalblättchen, durchgehende Blattstielrinne mit oft breiten laubigen Nebenblättern, gekräuselte Kronblattoberfläche. Die phänotypisch am nächsten stehenden Sippen sind *R. fasciculatiformis* H.E. Weber (Weber 1979) und *R. scabrosus*, sodass *R. viridilucidus* in die Serie *Subcanescentes* einzuordnen ist, trotz unbehaarter Oberfläche von Blättchen und Schössling (siehe auch Matzke-Hajek 2004). Charakteristische Merkmale der Sippe sind die meist auffällig bogig herab gekrümmten End- und Seitenblättchen in Kombination mit ihrer lichtgrünen und mattglänzenden Blattoberfläche und hellgrauer, filzig-samtiger Blattunterseite sowie die meist rundlichen Schösslinge mit spärlicher Ausstattung durch kurze nadelförmige Stacheln und wenigen Stieldrüsen. Auffällig ist auch die oft lichtgrüne, unregelmäßig rötlich überlaufene und wie lasiert wirkende Schösslingsfärbung, die an unregelmäßig rotbackige Äpfel erinnert.

Herbarexemplare erinnern, wenn 5-zählig, auf den ersten Blick an *R. scabrosus*, aber die dünnen, fast nadelförmigen und sehr kurzen Stacheln (< 4mm) des unbehaarten rundlichen Schösslings, die völlig unbehaarte Blättchenoberfläche und die unbehaarten Fruchtknoten schließen *R. scabrosus* aus (behaarte Blättchenoberfläche, Schössling kantig, behaart, drüsenreich mit zahlreichen kräftigen und

ungleichmäßigen Stacheln). Mit *R. scabrosus* teilt die Sippe aber die Ausbildung von Rispenschösslingen, die unter den *Subcanescentes* nach bisherigem Kenntnisstand sonst nur noch bei *R. rhombicus* ausgebildet sind, bei diesen aber viel dominanter und größer sind (bis mehrere Meter) als bei *R. viridilucidus*. Der phänotypisch am nächsten stehende *Rubus* ist *R. fasciculatiformis* mit seinen 4- bis 5-zähligen Blättern und gering behaarter (aber nicht völlig unbehaarter) Blättchenoberfläche, aber von *R. viridilucidus* durch meist etwas längliche Endblättchen, stets kantige bis konkav eingedellte Schösslinge und dichteren Besatz (> 7 pro 5 cm) mit längeren und dickeren Stacheln sowie (fast) fehlenden Stieldrüsen unterschieden ist. *R. viridilucidus* erinnert nur sehr entfernt an *R. baruthicus* H.E. Weber (Weber 1996), der aber deutlich abweicht durch die länglichen, umgekehrt eiförmigen und kurz bespitzten Endblättchen und kantigen Schösslingen mit kräftigeren meist rückwärts geneigten Stacheln mit oft leistenförmiger, bis 1 cm langer Basis.

**Ökologie** Offene, meist gestörte Flächen wie Brachland, Straßenböschungen, Steinbrüche, Erddeponien, Lagerplätze, Ränder von Weinbergen, aber auch Hecken, Waldränder, Forststraßen. Die Sippe ist durchaus schattentolerant und wächst, kümmerlicher, auch als Unterholz in lichten Wäldern, unter Gebüsch und üppig in *Miscanthus*-Feldern. Die meisten Wuchsorte sind kalkhaltig, aber auch Silikatböden werden toleriert (Faulbach, Wernfeld). Die Sippe kann in kurzer Zeit große Flächen bedecken. Anhand einer Satellitenaufnahme in Google Earth und Vermessungen vor Ort konnte ein bemerkenswertes radiäres Wachstum von Gebüsch festgestellt werden. Eine Kolonie (Nr. 3) hat sich ausgehend von wenigen m<sup>2</sup> in 2012 auf etwa 70 m<sup>2</sup> bis 2017 ausgebreitet (aktueller Zuwachs des Koloniedurchmessers um 1–2 m). Die Auswertung von

Vermessungen der anderen Gebüsche lässt zwischen Juni 2016 und September 2017 (annähernd zwei Ausbreitungsperioden) ebenfalls auf ein durchschnittliches radiäres Wachstum von 1–2 m jährlich schließen. Schösslinge wachsen nicht nur zentrifugal sondern auch zentripetal zurück in die Kolonie oder auch parallel zur Front. Dadurch werden die *R. viridilucidus*-Kolonien offenbar laufend revitalisiert und stabilisiert.

**Wuchsorte** Auswahl von je einem Wuchsort pro TK-Quadrant. Koordinaten wurden auf den Karten der Käferfauna Deutschlands, [www.kerbtier.de](http://www.kerbtier.de). (<https://www.kerbtier.de/cgi-bin/deFundort.cgi?SortMode=4>) ermittelt. (Abkürzung: DD = D. Drenckhahn)

5629-1 südl. Bischofsheim, Straßenböschung an St2288, 50°23.4682'N, 10°1.4260'E (2017 DD) und Nordhang Katzenbuckel (2003 Ressayguier, det. DD). 5825-2 nördl. Feuerthal, Feldhecke und Straßenrand, 50°9.2739'N, 9°56.3532'E (2015/2017 DD). 5825-3 Untereshenbach, Steinbruch südl. B27, 50°6.8590'N, 9°51.6149'E (2016 DD). MTB 5924-2 nordöstl. Weyersfeld, Steinbruch am Weg, 50°4.8539'N, 9°48.5476'E (2016 DD). 5924-3 östl. Wernfeld, Straßenböschung St2301, 50°1.6119'N, 9°44.4247'E (2017 DD). 5927-2 östl. Üchtelshausen, Str. nach Hausen, Holzlager, 50°5.4681'N, 10°16.6370'E (2016/2017 DD) und Hausen südl. Ortsrand, 50°3.9260'N, 10°18.4362'E (2016/2017 DD). 6024-2 nordwestl. Karlstadt Zufahrt alter Steinbruch/Erddéponie an B27, 49°9.79223'N, 9°7.1936'E (2017 DD). 6024-4 östl. Himmelstadt, Gewerbegebiet an B27, Zufahrt zum Weinberg und in Erddéponie 49°55.5150'N, 9°48.8407'E (2017 DD). 6025-4 südl. Gramschatz, Waldgaststätte Einsiedel Gebüsch, 49°54.0422' N, 9° 57.6509' E (2015 DD). 6123-2 nördl. Karbach, Westrand der Straße nach Urspringen, kleiner Steinbruch, 49°53.0563'N, 9°39.3799'E (2017 DD) und westl. Karbach (Knock) auf Buntsandstein (2002 Ressayguier, det. DD). 6123-3 nordöstl. Unterwittbach, Steinbruch Bocksberg an mehreren Stellen, 49°48.2991'N, 9°33.9052'E (2016/2017 DD). 6124-2 östl. Leinach, Forst Espenloh verbreitet, 49°51.9765'N, 9°49.0870'E (2016/2017 DD). 6125-1 nordwestl. Güntersleben, Eichenlohweg, Hecke und Miscanthus-Feld, 49°52.5702'N, 9°54.3067'E und Böschung am Weg Hubertushof 49°52.9538'N, 9°54.5783'E (2017 DD). 6125-2 westl. Rimpf, Lagerplatz an Straße Aussiedlerhof, 49°51.0493'N, 9°55.9924'E (2013/2017 DD). 6125-3 Würzburg Unterdürrbach, Schenkenfeld, Pfaffenbergstr., 49°48.7886'N, 9°54.0121'E (2012-2017 DD). 6125-4 nördl. Würzburg Versbach, Maidbronner Weg 15, Sportplatz, Brache am Parkplatz, locus typicus, 49°49.6360'N, 9°57.9925'E (2012–2017 DD). 6127-1 nördl. Escherndorf, Weinbergoberrand, 200 m östl. Vogelsburg, 49°52.0035'N, 10°10.6864'E (2017 DD). 6222-2 Faulbach, östl. Ortsrand, Hauptstr., Einmündung in St2315 und Erddéponie, 49°46.5967'N, 9°27.0533'E (2017 DD). 6324-2 östl. Hochhausen, Eierheimer Str., Holzlagerplatz, 49°39.2705'N, 9°37.4664'E (2016/2017 DD). 6324-3 Schweinberg, südl. der östl. Zufahrt zur B27, Steinbruch 49°36.9039' N, 9°32.0847' E (2017 DD).

## Danksagung

Unser besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Dr. Heinrich E. Weber für die Revision zahlreicher Herbarbelege und für vielfältigen Gedankenaustausch durch Korrespondenz und anlässlich von Besuchen in seinem Haus in Bramsche. Ebenfalls danken wir Herrn Professor Weber für die

kritische Durchsicht des vorliegenden Manuskriptes mit wertvollen Hinweisen und Kommentaren. Herr Dr. Günter Matzke-Hajek (Alfter) und Herr Werner Jansen (Itzehoe) haben dankenswerterweise zahlreiche Herbarbelege revidiert. Dank gilt auch Herrn Peter Ressayguier (Marktheidenfeld) für die Überlassung von Herbarbelegen, die u.a. zum Auffinden eines größeren Bestandes von *R. viridilucidus* bei Bischofsheim / Rhön beigetragen haben.

## Literatur

- Anders-Gasser I (1985) Cytotaxonomische Untersuchungen an *Ranunculus*. Mitt. Naturforsch. Ges. Bern (Neue Folge) 42: 79–185
- Drenckhahn D (2016) Morphologie und Jahreszyklus von *Ficaria calthifolia* Rchb. – eine neu etablierte Sippe in Deutschland. Forum geobotanicum 7: 1–17
- Drenckhahn D, Baumgartner B, Zonneveld B (2017) Different genome sizes of Western and Eastern *Ficaria verna* lineages shed light on steps of *Ficaria* evolution. Forum geobotanicum 7: 27–33
- Krahulcová A, Trávníček B, Šarhanová P (2013) Karyological variation in the genus *Rubus*, subgenus *Rubus*: new data from the Czech Republic and synthesis of the current knowledge of European species. Preslia 85:19–39
- Matzke-Hajek G (2004) Bestimmungshilfe für die Haselblattbrombeeren der Serie *Subcanescentes* H.E. Weber (*Rubus* L., *Rosaceae*) in Deutschland. Ber. Bot. Arbeitsgem. Südwestdeutschland 3: 9–32
- Weber HE (1979) Beitrag zur Kenntnis der Rubi sect. *Corylifolii* (Focke) Frid. in Bayern und angrenzenden Gebieten. Ber. Bayer. Bot. Ges. 69/70: 5–20
- Weber HE (1995) *Rubus* L. – In Weber H. E. (Hrsg.), Hegi, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa 4/2A, 3. Aufl.: 284–595; Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin etc.
- Weber HE (1996) Neue oder wenig bekannte Brombeerarten (*Rosaceae*, *Rubus* L.) in Bayern und darüber hinausgehenden Verbreitungsgebieten. Ber. Bayer. Bot. Ges. 65: 27–45
- Zonneveld BJM (2015) Genome sizes of *Ficaria* Huds. (*Ranunculaceae*) indicate eight separate species. Gorteria 37:118–139