

Die Ranunculaceae der Flora von Zentraleuropa:

Eranthis SALISB.¹

ECKEHART J. JÄGER, Martin.Luther-Universität 06108 Halle, Neuwerk 21

e-mail: jaegerbot@gmail.com

*Eranthis*²

SALISBURY 1807, Trans. Linn. Soc. London **8**: 303. nom. conserv. – Syn.: *Cammarum* HILL 1756, Brit. Herb. 47, t. 7. – *Helleboroides* ADANSON 1763, Fam. Pl. **2**: 458. – *Robertia* MERAT, 1812, Nouv. Fl. Paris, 211. – *Roehlingia* ROEPER 1820, Flora **3**: 113. – Winterling. Engl.: winter aconite; niederl.: winterakoniet; franz.: éranthe, hellébore d’hiver; ital.: piè di gallo; slowen.: jarica; ungar.: téltemető; slowak. und tschech.: talovín; obersorb.: zymnička; poln.: rannik; russ.: весенник [vesennik]

Typus-Art: *Eranthis hyemalis* (L.) SALISB.

Frühjahrsgrüne Knollenstauden, 5 cm bis (zur Fruchtzeit) 25 cm hoch. Keimblattstiele zu einer achsenähnlichen Scheide verwachsen. Grundständiges Laubblatt einzeln (selten 2), gestielt, tief handförmig geteilt, nach der Blütezeit erscheinend oder als einziges Laubblatt im juvenilen Stadium. Stängelständige Laubblätter 3–6, ähnlich dem grundständigen oder einfacher bis ungeteilt, aber sitzend und in einem Scheinwirtel angeordnet, im Umriss breit eiförmig bis lineallanzettlich, kahl, grün oder anfangs bronzefarben, die einzige, endständige Blüte in der Knospe umschließend. Blüte sitzend oder bis 4 cm lang gestielt, radiär. Blütenorgane zyklisch angeordnet. Blütenhüllblätter (= Kelchblätter) (4–)6(–8), gelb oder weiß, 7–22 mm lang. Nektarfertile Kronblätter (4–)6(–9), röhren- oder trichterförmig, 2-lippig oder 2-gabelig. Staubblätter etwa 15–45, Staubbeutel kugelig. Fruchtblätter (4–)6(–9). Sammelbalgfrucht aus nach oben geöffneten Bälgen (Abb. 13). 2n = 16.

Artenzahl und Verbreitung. *Eranthis* umfasst nach LEE et al. (2012), WAHLSTEEN (2014), GOVAERTS (2021) und XIANG et al. (2021) 11 Arten, die auf zwei Sektionen verteilt werden:

¹ Zitier-Empfehlung: JÄGER, E. J. 2021: Die Ranunculaceae der Flora von Zentraleuropa: *Eranthis*. – Publiziert unter <http://www.flora-deutschlands.de/ranunculaceae.html>

² *Eranthis*. Von griech. ἔρ (er) „Frühling“ und ἄνθος (ánthos) „Blüte“, nach der frühen Blütezeit von *E. hyemalis*.

1. sect. *Eranthis* (Blütenhüllblätter gelb, orangegelb oder bräunlich-gelb. Blüten sitzend, bei *E. longistipitata* jedoch gestielt. Äußere Nektarblätter ausgerandet oder zweilappig) mit 4 Arten und einem Bastard:

***E. hyemalis* (L.) SALISB.** (Verbreitung und synanthrope Vorkommen s. im Art-Kapitel). Hierzu auch *E. bulgarica* (STEF.) STEF. aus NW-Bulgarien und O-Serbien als *E. hyemalis* var. *bulgarica* STEF. (ERST et al. 2020b).

***E. cilicica* SCHOTT et KOTSCHY** [incl. *E. isaurica* C. SIMON 1980, *Bauhinia* 7: 3, die sich von der typischen Form u. a. durch die doppelt so große Zahl der Samen pro Balg unterscheidet] (Vorderasien: S-, O- und NW-Türkei, 1300–1800 m, N-Irak: Kurdistan: Arbil, Rawandiz, 1600–2000 m), von DAVIS in Fl. Europaea (TUTIN et al. 1964–1980) und von M. IRANSHAR & in Fl. Iranica 1992 (K.H. RECHINGER 1963 ff.) als Synonym von *E. hyemalis* behandelt.

***E. x tubergenii* BOWLES:** Bastard von *E. cilicica* x *E. hyemalis*. Großblütige Zierpflanze, samensteril, Vermehrung nur durch Tochterknollen. Selten verwildert in Franken.

***E. iranica* RUKŠĀNS & ZETTERLUND:** (NO-Iran, Turkmenien: Kopet Dag, bei 1900 bis 2250 m.) Vor 2018 in *E. longistipitata* eingeschlossen. Hierher vielleicht auch Angaben von *E. longistipitata* aus N- und NW-Afghanistan (Blütenfarbe orange, Blätter tief 3- bis 5-teilig, die Abschnitte weiter in schmal linealische Abschnitte geteilt), vielleicht auch in Tadshikistan u.a. Gebieten des südlichen Mittelasiens (s. *E. longistipitata*). - Knollen unregelmäßig rundlich, 1–2,5 cm groß, mit 5–25 etwa 5 mm langen Tochterknollen, Stiele der fruchtenden Bälge >5 mm lang, aufrecht.

***E. longistipitata* REGEL:** Ähnlich *E. iranica*, aber Blüte gelb. Blütenstiel oberhalb des Hochblatt-Scheinquirls gestreckt. Balgfrüchtchen auf >5 mm langen, schräg abstehenden Stielen. (Nach VVEDENSKIJ 1972 NO-Iran, N-Afghanistan, S-Turkmenien: Kopet Dag, Tadshikistan, O-Uzbekistan, Kirgisstan, SO-Kasachstan: Tienschan; 500–2000 m; die turkmenischen, afghanischen und tadshikischen Vorkommen wohl zu *E. iranica*, s. oben).

2. sect. *Shibateranthis* (NAKAI) TAMURA (Äußere Blütenhüllblätter weiß. Blüten bis 4 cm lang gestielt. Nektarblätter zweilappig oder zweigabelig. Stigma verlängert. Die in der Literatur angegebenen Unterschiede der Knollen, der Samenfarbe und -oberfläche treffen nicht zu.) Von NAKAI (1937) als eigene Gattung bewertet, was nach LUFEROV (2004) wegen vieler Gemeinsamkeiten nicht berechtigt ist. Nach RUKŠĀNS & ZETTERLUND (2018) ist das wichtigste Unterscheidungsmerkmal der Sektionen (oder Untergattungen) die Zahl der Keimblätter, von denen eines bei sect. *Shibateranthis* reduziert ist, so dass nur eines vollständig entwickelt wird (Abb. bei RUKŠĀNS & ZETTERLUND 2018; ob bei allen Arten geprüft?). 7 Arten:

***E. pinnatifida* MAXIM.** [Syn.: *E. keiskei* FRANCH. et SAV.] (Japan: Honshu von Prov. Kanto westlich, S-Korea, 800–1200 m).

***E. byunsanensis* B.Y. SUN** (westliches Mittel- und S-Korea, hierher nach LEE et al. 2012 auch *E. pungdoensis* B.U. OH als *E. byunsanensis* var. *pungdoensis* (B.U. OH) S.H. YEAU, C.S. LEE, N.S. LEE, endemisch auf der Insel Pungdo vor der W-Küste Koreas.

E. albiflora FRANCH. (China: Moupin [Baoping], W-Sichuan: Tianquan Xian, Erlangshan, 1700–2050 m).

E. lobulata W. T. WANG (China: W-Sichuan: Gongga Shan 2800 m, NC-Sichuan: Wenchuan Xian, 3100 m).

E. sibirica DC. [Syn.: *E. uncinata* TURCZ.] (Z-Sibirien: W- und O-Sajan, Tuwa, Irkutsk: Gebirge am südlichen Baikalsee). – Zwei Belege von KRASNOBOROV aus Sibirien repräsentieren wahrscheinlich noch neue Arten (XIANG et al. 2021).

E. tanhoensis ERST: (Südsibirien: Irkutsk, Burjatien: Berge am Südufer der Baikalsees. Vgl. ERST et al. 2020a. Das Areal grenzt unmittelbar an das von *E. sibirica*, die Selbständigkeit der Art wird aber ausführlich begründet.)

E. stellata MAXIM. (NO-China: Liaoning, Jilin, Heilongjiang; Russ. Fernost: Amur, Primorsk (Ussuri), Chabarovsk; Nord- und Zentral-Korea; eine Angabe von Sachalin: Oberlauf des Flusses Tym, ist nicht bestätigt.)

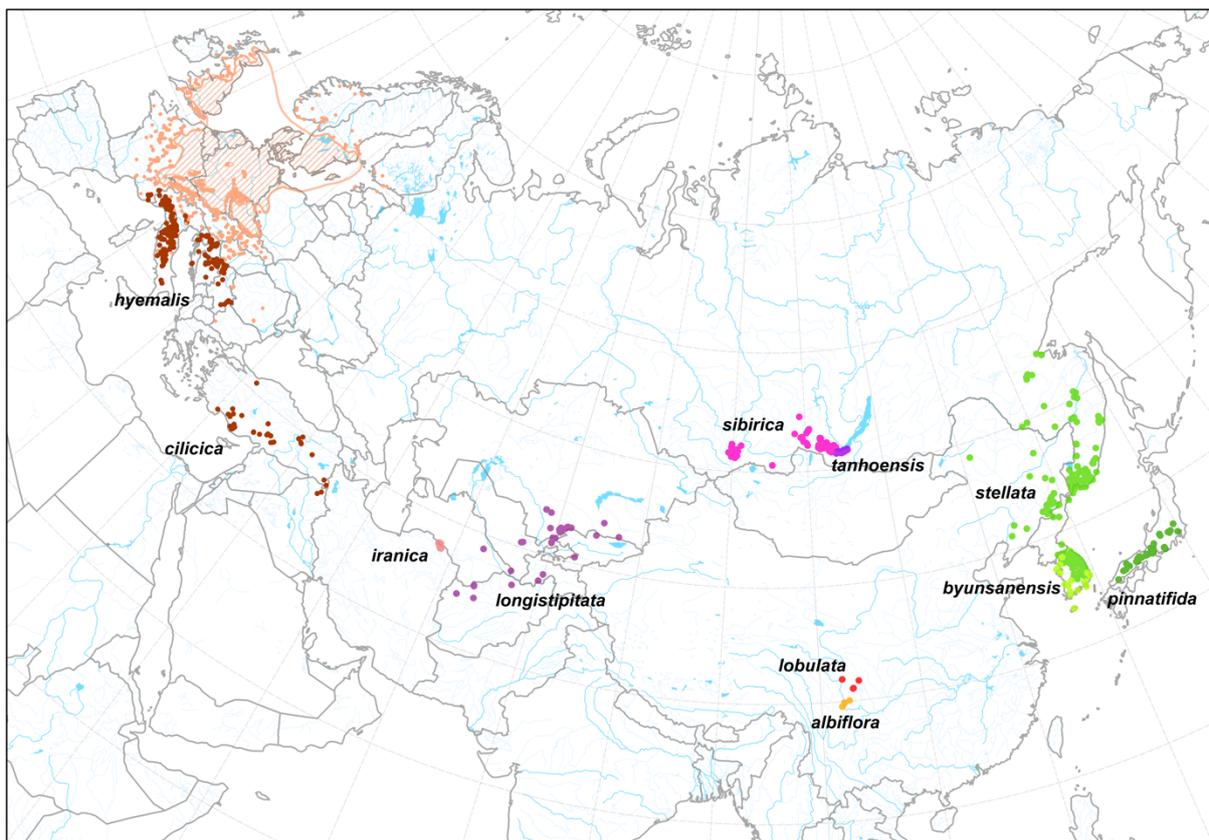


Abb. 1 | Areale der Gattung *Eranthis* und ihrer Arten. – Entwurf: ERIK WELK (Halle /Saale) 2021.

Die Vorkommen aller Arten liegen vorwiegend in Gebirgsländern, die meisten sind auf die kollinmontane Stufe beschränkt. Am höchsten steigt *E. lobulata* (s. o.). Besiedelt werden frühjahrsfeuchte, sommergrüne Breitlaubwälder, felsige Gebüsche von *Acer*, *Rosa*, *Juniperus* und *Pistacia*, steppenähnliche *Aegilops*-Wiesen (*E. longistipitata*), bachbegleitende Wiesen, in Japan der Rand sommergrüner Wälder, *Reynoutria*-Dickichte, in Vorderasien lichte Zedernwälder.

Das disjunkte Gesamtareal der Gattung umfasst subozeanische bis kontinentale Gebiete im (meridional–) submeridional–temperaten Eurasien. *E. hyemalis* ist in West- und Zentraleuropa sowie in Nordamerika eingebürgert (s. u.). Wegen der frühen Blütezeit sind wahrscheinlich noch nicht alle Vorkommen erfasst. Mehrere Arten stehen einander sehr nah, manche sind wohl hybridogen entstanden.

Die Gattung *Eranthis* zeichnet als "Langsamwanderer" mit Vikarianz-Ereignissen (geographische Sippen-Aufspaltung, ihre Zeit bestimmbar mit molekularen Uhren) geologische Prozesse nach (XIANG et al. 2021). Die Trennung der Gattung von der Schwestergattung *Actaea* erfolgte nach XIANG et al. (2021) im späten Paläozän vor etwa 58 Millionen Jahren. In der Zeit der Hebung Südost-Eurasiens (Qinghai-Tibet) auf damals weniger als 2300 m Höhe durch die Unterschiebung des indischen Subkontinents vor 40 Millionen Jahren (Eozän) trennten sich die Sektionen *Eranthis* und *Shibateranthis*. Eine zweite Hebung des Qinghai-Tibet Plateaus und die Bildung der asiatischen Hochgebirge, des Altai und Tienschan, mit der Folge der Entstehung des innerasiatischen Wüstengebietes vor 26 Millionen Jahren, führte zur Aufspaltung der Sektion *Shibateranthis* in *E. lobulata* + *E. albiflora* und die übrigen Arten der Sektion. Die Hebung des iranischen Plateaus und die Extrusion des anatolischen Blocks durch Unterschiebung der arabischen Platte erfolgte fast zur selben Zeit, vor 12 Millionen Jahren. Das führte zu einem weiteren Vikarianz-Ereignis: die Trennung von *E. longistipitata* (+ *E. iranica*) von *E. cilicica*+*E. hyemalis*. Schließlich führte vor 6 Millionen Jahren eine erneute Hebung des iranischen und des mongolischen Plateaus zu weiteren Vikarianz-Ereignissen bei den nordasiatischen Arten. Der Kaukasus konnte nicht besiedelt werden, weil er bis zur alpidischen Faltung als Insel im Tethys-Meer lag.

Systematische Stellung. Frühere Autoren hielten *Eranthis* für nahe mit *Helleborus* verwandt und stellten die Gattung in die Untertribus Helleborinae. Mehrere Merkmale sprechen aber gegen diese Zuordnung: Die Kelchblätter sind bei *Eranthis* zyklisch gestellt, bei *Helleborus* spiralig. *Helleborus* enthält Ranunculin, *Eranthis* nicht. *Eranthis* ähnelt auch hinsichtlich der Chromosomenmorphologie *Actaea*, *Clematis* und *Anemone* mehr als der Gattung *Helleborus* (KURITA 1957, YUAN & YANG 2006). Serologische Untersuchungen (JENSEN 1971) bestärkten die Zweifel an engen Beziehungen zwischen *Eranthis* und *Helleborus*.

In neuen molekularen Stammbäumen ist *Eranthis* innerhalb der Cimicifugeae (= Actaeae) am nächsten mit *Actaea* verwandt. *Eranthis* und *Actaea* sind innerhalb der Cimicifugeae wegen ihres stark asymmetrischen Karyotyps cytologisch am stärksten spezialisiert (YUAN & YANG 2006). Auch bei WANG et al. (2009) ist *Eranthis* innerhalb der Cimicifugeae (= Actaeae) die Schwestersippe von *Actaea*.

Blütenmorphologie. Bei *Eranthis* finden sich zwischen den Blütenhüllblättern und den Involukralblättern alle Übergänge von starker Zerlappung und mehr oder weniger starker Grünfärbung der äußeren Blütenhüllblätter (Kelchblätter) bis zur typischen Gestalt eines Involucralblattes. Außerdem treten Übergangsbildungen von Kronblättern zu Kelchblättern wie auch zu Staubblättern auf (SCHÖFFEL 1932). Die Blüte ist zyklisch aufgebaut. Sehr selten wird eine zweite Blüte aus der Achsel eines Involucralblattes gebildet.

Pollenmorphologie. *Eranthis hyemalis*-Typ bei CLARKE et al. (1991): trizonocolpat, Exine dick, tectat, mikroechinat, Tectum fein perforat. Nach STEBLER (2021) ist der Pollen von *Eranthis hyemalis* tricolpat, die Exine verrucate-gemmat bis echinat, die Aperturenmembran körnig ornamentiert.

1. *Eranthis hyemalis*

(LINNAEUS) SALISBURY 1807, Trans. Linn. Soc. London **8**: 304 – Syn.: *Helleborus hyemalis* LINNAEUS 1753, Spec. Pl. 557. – Europäischer Winterling. Engl.: winter aconite; niederl.: winterakoniet; franz.: éranthe d'hiver, hellébore d'hiver; ital.: piè di gallo; ; slowen.: navadna jarica; ungar.: téltemető; slowak.: talovín zimný; tschech.: talovín zimní; obersorb.: wšědna zymnička; poln.: rannik zimowy; russ.: весенник зимний [vesennik zimnij]. – KADEREIT & MELZHEIMER (2021) →Tafel 3 Fig. 25: trockener Samen mit grubig-runzeliger Oberfläche, →Tafel 9 Fig. 4 Habitus, 4a Frucht, 4b Nektarblatt.



Abb. 2 | *Eranthis hyemalis*, blühender Bestand, die Blüten zur Sonne gewendet. Bennstedt 14.02.2021.

Frühjahrsgrüne Knollenstaude. Knolle etwa 8 cm tief im Boden, in der Jugend kugelig, 2–8 mm dick; blühreife Knollen kugelig bis unregelmäßig eiförmig, 8–18 mm dick, selten auch verzweigt (→**Abb. 12**). Primärwurzel nach wenigen Wochen absterbend. Erwachsene Knolle vom Spätherbst bis Frühjahr mit etwa 15–50 unverzweigten sprossbürtigen Wurzeln, diese mit Mykorrhiza. Keimblattstiele untereinander und mit der Keimwurzel zu einer achsenähnlichen Scheide verwachsen. Stängel einzeln, unverzweigt, 5–15(–20) cm hoch, aufrecht, kahl, an der Basis (an der Knolle) mit 3–5 zunehmend größeren Niederblättern, grün bis rotbraun, am oberen Ende mit meist 3 in einem sternförmigen Scheinquirl angeordneten, sitzenden, handförmig geteilten, waagrecht abstehenden Hochblättern (Involucrum), darüber die einzige, sitzende, endständige Blüte. Grundständiges Laubblatt 1 (selten 2) pro Ramet (= unverzweigte Knolle), erst nach der Blüte erscheinend, einschließlich des unterirdischen Teils etwa 12–18 cm lang gestielt, seine Spreite im Umriss rundlich,

4–8 cm im Durchmesser, 5- (bis 7-)teilig, mit verkehrt dreieckigen, in breit linealische, stumpfe Zipfel geteilten Abschnitten. Bei nichtblühenden Pflanzen ist es das einzige Laubblatt, bei blühenden sitzt es an der Basis des Blütenstängels (nicht separat!). **Blütenhüllblätter** (=Kelchblätter) (4–)6(–8), eiförmig, vorn abgerundet, 10–15(–25) × 6–12 mm, gelb, in zwei Kreisen zu je 3, mit ihnen alternierend (4–)6(–9) schlank-becherförmige, grünlich-gelbe, etwa 4–8 mm lange nektarfertile Kronblätter, diese zweilippig mit kurzer Oberlippe. Staubblätter 18–45, einigermaßen regelmäßig vor den Kelchblättern und den Kronblättern stehend. **Fruchtblätter** (4–)6(–13), einen innersten, mit dem vorangehenden Staubblattwirtel alternierenden Wirtel bildend, frei, 2–3 mm über der Blütenhülle an der Blütenachse sitzend (→ **Abb. 3**). **Balgfrüchtchen** sitzend an der Blütenachse, braun, bis 15 mm lang, geöffnet bis 7 mm breit, durch den 2–3 mm langen Griffelrest geschnäbelt (→ **Abb. 13**; bei KADEREIT & MELZHEIMER 2021 → Taf. 9 Fig. 4a), durch braune Adern quergestreift. In jedem Balgfrüchtchen (1–)6(–8) Samen; diese zunächst gelb (→ **Abb. 13**), trocken braun, rundlich-ellipsoidisch, ca. 2,5 mm lang, 1,8 mm dick (KADEREIT & MELZHEIMER 2021 → Taf. 3 Fig. 25). – **Chromosomenzahl**: $2n = 16$. – **Blütezeit**: (I–)II(–III).

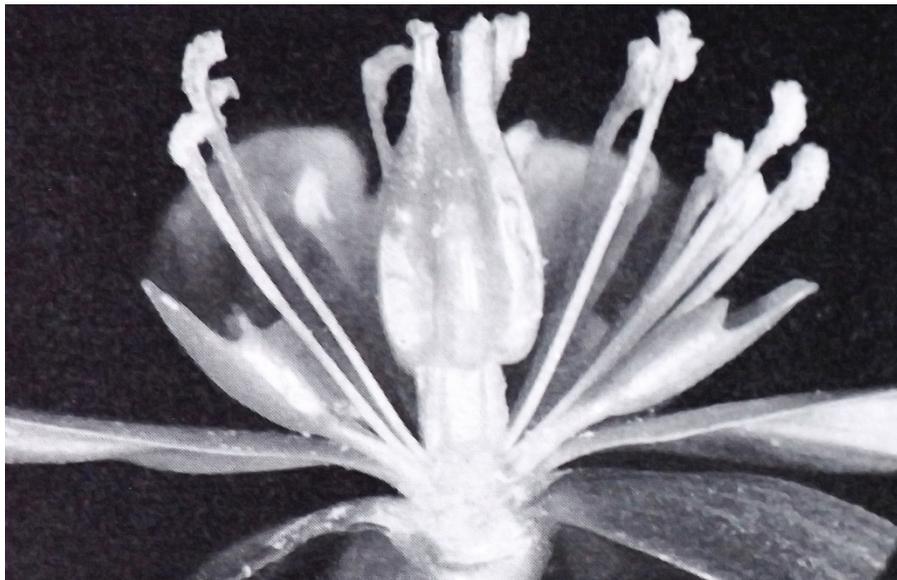


Abb. 3 | *Eranthis hyemalis*, Blüte im Längsschnitt. Von außen nach innen: Blütenhüllblätter, Nektarblätter, Staubblätter und die einem Stiel (Blütenachse) aufsitzenen Fruchtblätter. (Aus HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa III/3, 2. Aufl. München 1974 S. 110).

Standort und Vergesellschaftung. Auf nährstoffreichen, meist kalkhaltigen und lockeren, tiefgründigen, feuchten bis frischen Böden. Unter Gebüsch, in Hecken, in schattigen Hainen, Eschen-Auenwäldern, Rotbuchen-Hangwäldern, Gras- und Obstgärten, Parkanlagen, Weinbergsbrachen mit *Mercurialis annua*, *Allium vineale*, *Muscari neglectum* u. a. (z. B. im Geranio-Allietum, Fumario-Euphorbion bzw. Veronico-Euphorbion), in der Umgebung von Schlössern, alten Burgen, Klöstern, auf Kirchhöfen („Stinsenpflanze“, zuweilen in Menge) und im Bereich von Gärten verwildert und besonders im Osten des Gebietes eingebürgert.

Allgemeine Verbreitung. Heimisch in Südeuropa von Südostfrankreich (fraglich ob heimisch?) durch ganz Italien (nach Süden bis zum Mte. Gargano und Mte. Pollino, bei 600–1000 m Höhe, in Norditalien und der Toscana bei 0–300 m), bis Slowenien (spontan?), Kroatien, Bosnien, Serbien und West-Bulgarien (hier auch in Formen, die zu *E. cilicica* überleiten: var. *bulgarica*, s. o.); außerdem als Neophyt verwildert und z. T. eingebürgert in Mittel- und Westeuropa (in England und Schottland nur im Osten) bis zur Slowakei, Ungarn und Rumänien, in Dänemark (besonders im Osten), Süd-Norwegen und Trondheim, Süd- und Mittelschweden (besonders Schonen, nach Norden bis Karlskoga und Upland)

und Finnland (Helsinki) sowie im submeridionalen bis temperaten subozeanischen östlichen Nordamerika (Ontario, Illinois, Ohio, New Jersey, District of Columbia, Pennsylvania). In den Gebirgen von West- und Südanatolien (Taurus, Antitaurus), am oberen Euphrat und in Kurdistan vertreten durch *E. cilicica* SCHOTT & KOTSCHY, die von einigen Autoren in *E. hyemalis* eingeschlossen wird (s. unter „Zierpflanzen“!).

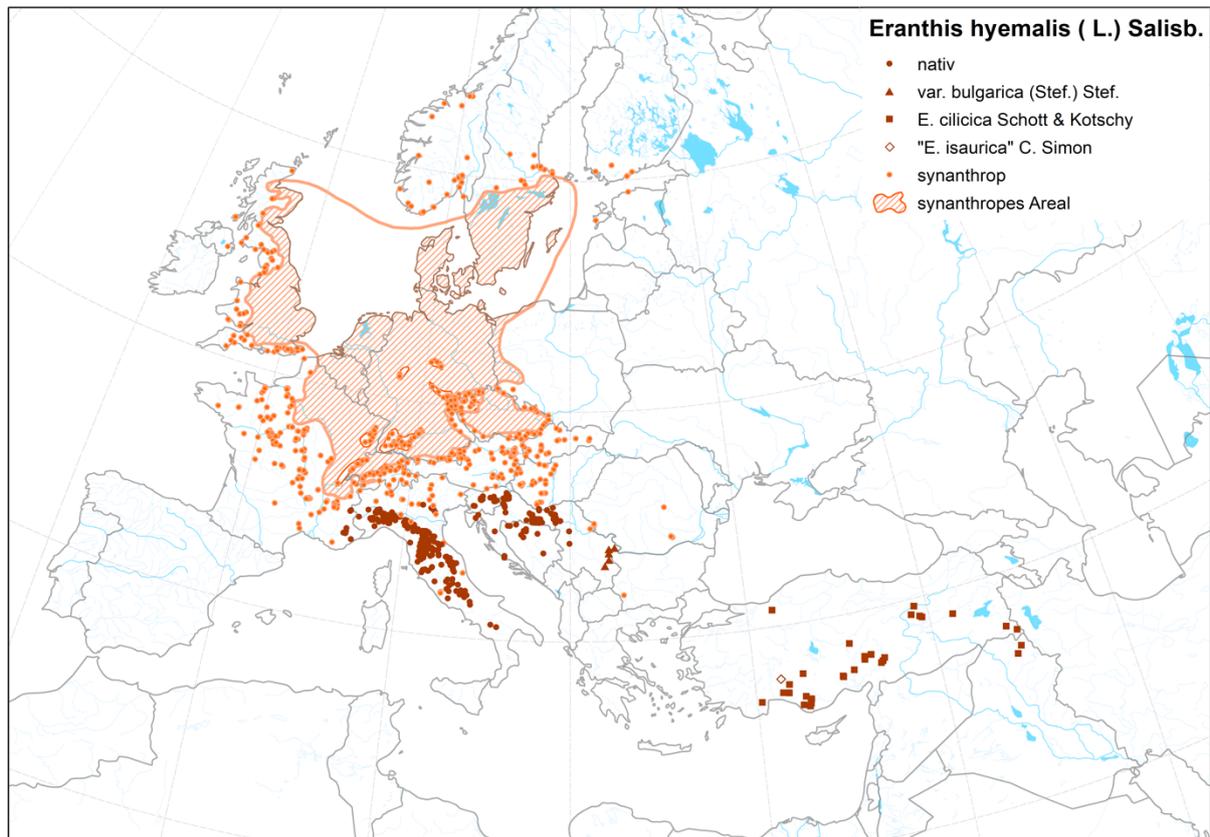


Abb. 4 | Areal der Gattung *Eranthis* in Europa und Vorderasien. *E. hyemalis* ist synanthrop auch im östlichen Nordamerika von North Carolina bis zum südlichen Ontario verbreitet (Distr. of Columbia, Illinois, New York, Ohio, Pennsylvania). – Entwurf: ERIK WELK (Halle/Saale) 2021.

Zonale Arealdiagnose: (m/mo)-sm//(mo)-oz₂EUR

Regionale Arealdiagnose: app-illyr//(mo)

Verbreitung im Gebiet. Wegen der jahrhundertelangen Kultur des Winterlings als Zierpflanze ist das ursprüngliche Areal schwer abzugrenzen. Im Hegi-Gebiet ist die Art wohl gar nicht heimisch, sondern als Neophyt verwildert und stellenweise eingebürgert. Auch die wenigen isolierten Vorkommen in **Slowenien** (nur Voralpengebiet bei Sevnica [Lichtenwalde] am Berg Bohor und im submediterranen Gebiet bei Ubeljsko) könnten auf alte Kultur zurückgehen. AESCHIMANN et al. (Flora Alpina, 2004) geben die Art vom **italienischen Alpenrand** für die Provinzen Brescia, Verona und Treviso an, für die Provinz Vicenza als erloschen. In Südtirol fehlt sie heute (WILHALM & HIPPOLD 2006, früher mehrfach um Bozen, etwa 1849 angepflanzt und verwildert), ebenso in Venezia-Udine. Von Massenbeständen auf den Colli Euganei (dicht außerhalb des Hegi-Gebietes bei Padua) hat CAMERARIUS den Winterling vor 1588 nach Deutschland gebracht (KRAUSCH 2003). In **Deutschland** ist die Art vor allem in tiefen Lagen,

in sommerwarmen und durch Kalk- und Lössboden ausgezeichneten Gebieten eingebürgert. In Baden-Württemberg eingebürgert im südlichen Oberrheingebiet: in den Weinbergen bei Thiengen, Grenzach, Weil, zwischen Binzen und Fischingen (!), Kandern (ob noch?). Östlichere Vorkommen sind meistens erloschen (Göppingen, Calw, Geislingen, am Michelsberg bei Ulm, Neufra im Kreise Riedlingen), aber aus der Zeit nach 2005 gibt es viele Meldungen verwilderter Vorkommen vor allem aus dem Neckar-Gebiet. In Bayern vor allem im warmen Unterfranken, bei Regensburg und im westlichen Alpenvorland. Nachweise aus 40 Quadranten, meist unbeständig, aber in Auen stellenweise eingebürgert (München-Obermenzing entlang der Würm!). In Thüringen im Rautal bei Jena! (schon seit Anfang des 19. Jahrhunderts, besiedelt jetzt mehrere Hektar im Rotbuchen-Hangwald), Erfurt!, Weimar!, Altenburg (seit 1756!), im Thüringer Becken, insgesamt in 8 Kartierflächen; häufiger in Sachsen-Anhalt (an der Domburg im Hake!, Quedlinburg; im Dorf Hessen, Langenstein, Ballenstedt, Ostrau!, eingebürgert in > 60 Kartierflächen, aber selten in den nördlichen und östlichen Sandgebieten; in Westfalen (um Westernholz bei Buer, Paderborn, Havisbeck); seltener in Brandenburg (im Schlossgarten Freienwalde und Lüdersdorf bei Wriezen, im Tierpark Berlin!); in Mecklenburg (am Elbufer bei Boizenburg, am Pfarrberg bei Satow bei Bützow seit 1820, unweit Kröpelin, Altefähr/Rügen seit 1765, Altenkirchen!); in Schleswig-Holstein (beim Schloss Husum, im Fürstengarten zu Lauenburg, im Schlossgarten zu Ahrensböck und Bellevue, Kiel). In der **Schweiz** eingebürgert in tiefen Alpentälern, im Mittelland und im Jura, z.B. in Bex, Yverdon, Biel, Solothurn (Blumenstein, St. Nikolaus), Wöschnau bei Olten, bei Zürich (Stephansburg, Waid), Kemptner Bachtobel bei Wetzikon, zwischen Riehen und Weil bei Basel! In **Österreich** im Burgenland, Wien, Nieder- und Oberösterreich, Steiermark und Nordtirol lokal eingebürgert, z.B. im Schlosspark von Eisenstadt und im Nordosten des Burgenlandes, in Gärten in und um Wien, im Wildpark von Niederleis. In **Tschechien** eingebürgert bei Kostelec an der Adler, bei Prag, Konopiště, bei Čáslav, in Mähren bei Brno, Gaja [Kyjov], Uherské Hradiště. Im **Elsass**: Landsberg bei Barr. In **Polen** am ehesten in den schlesischen Lössgebieten? Viele dieser Angaben bedürfen neuerer Bestätigung, andererseits gibt es zunehmend viele weitere Vorkommen. Einige Beispiele für aktuelle Angaben sind markiert (!).

Naturschutz und Gefährdung. Als Neophyt wurde der Winterling 1996 in der Roten Liste für Baden-Württemberg noch in der Kategorie R: (potenziell durch Seltenheit gefährdet) eingestuft, in Bayern jetzt als häufiger, nicht gefährdeter Neophyt. Auch in Sachsen-Anhalt galt er als gefährdet, jetzt sicher nicht mehr. In der Schweiz gilt der Neophyt als potenziell gefährdet. In Slowenien steht er unter Naturschutz, in den übrigen Teilen des Gebietes nicht.

Cytologie und Hybridisierung. Die Chromosomenzahl von *E. hyemalis* und *E. cilicica* beträgt $2n = 16$. Auch triploide Pflanzen ($2n = 24$) wurden von COLASANTE & RICCI (1974) von lokalen Biotypen aus Zentralitalien beschrieben, die spontan in diploiden Populationen entstanden sind. Dagegen beruht die Angabe von $2n = 48$ (hexaploid, GREGORY 1941) wohl auf einer spontanen somatischen Erscheinung??

Embryonalentwicklung, Keimung, Entwicklungsgeschichte. Wenn im Mai die Samen von *E. hyemalis* ausfallen, ist der in viel Nährgewebe eingebettete Embryo erst etwa 0,15 mm groß. Er wächst dann im Sommer und Herbst so stark, dass er zu Beginn der Winterzeit bei milder November- und Dezember-Witterung die Samenschale sprengen kann. Der größte Teil des Embryos besteht bei der Keimung aus den zwei (seltener 3, → **Abb. 5**) Keimblattspreiten.



Abb. 5 | Keimpflanzen von *Eranthis hyemalis*. Bennstedt 11.4.2021, ein Jahr nach der Aussaat. Meist 2, selten auch 3 Keimblätter. Die Stiele der Keimblätter sind zur Keimblattscheide verwachsen, die Keimblätter erscheinen ungestielt.

Die Keimung scheint bei Beobachtung von außen (→ **Abb. 6**, II-IV) dem allgemeinen Dikotylen-Keimschema zu gleichen. Zwischen den beiden breit elliptischen Keimblattspreiten, die sich über der Bodenoberfläche ausbreiten, sucht man jedoch den Sprossvegetationspunkt (Plumula) vergeblich. Die Stiele der Keimblätter verwachsen nämlich zu einem ungewöhnlich langen, achsenartigen Gebilde, an dessen Grund der Sprossvegetationspunkt sitzt. Etwas unter der Bodenoberfläche findet man an diesem achsenähnlichen Organ eine Grenze (→ **Abb. 6** und **8**) von der abwärts die Achse dünner, wurzelartig geschlängelt, ihre Oberhaut matt, frei von Spaltöffnungen und mit Wurzelhaaren besetzt ist, während sie darüber dicker, glatt und weiß bis grün ist und auch Spaltöffnungen trägt. Diese Grenze markiert die Lage des Samenkorns im Boden (Dunkelkeimer!), von der die glatte Kotyledonarscheide aufwärts, die Keimwurzel, die die Plumula unschließt, abwärts wächst (→ **Abb. 6** und **8**). Von hier (Pfeil in → **Abb. 6** und **8**) abwärts werden die Plumula und der untere Abschnitt der Keimblattscheide von den äußeren Schichten der Keimwurzel umgeben und mit ihr tiefer in den Boden genommen, während sich die Wurzel unterhalb der in den Boden verlagerten Plumula, die die Knolle bildet, nur wenig streckt.

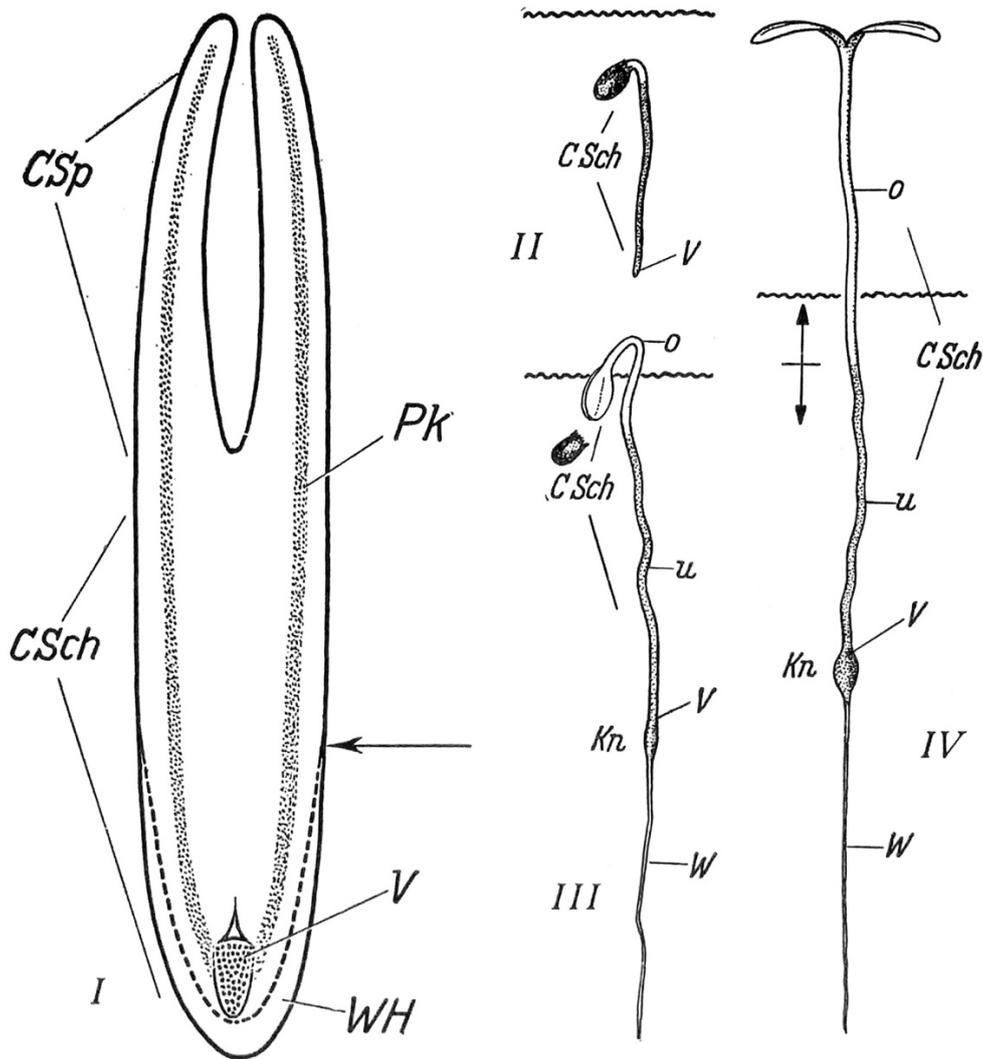


Abb. 6 | Keimung von *Eranthis hyemalis*. I: Embryo längs (Vergrößerung etwa 40-fach); II–IV: Stadien der Keimung. CSch Keimblattscheide (verwachsene Keimblattstiele); CSp: Keimblattspreite; V: Sprossvegetationspunkt; WH: Wurzelhaube; Kn: Knolle; o: oberer, geonegativ reagierender, u: unterer, von der Wurzel umhüllter und geopositiv reagierender Teil der Keimblattscheide. (Aus HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa III/3. 2. Aufl., München 1974 → Abb. 77 S. 109)

Dieser Wandel in der Oberhaut des Keimlings wurde schon von IRMISCH (1860) beschrieben, der überhaupt eine vorzügliche, gut illustrierte Schilderung der Entwicklungsgeschichte des Winterlings gibt. Die Verlagerung der Plumula mit den ihr ansitzenden verwachsenen Keimblattstielen in die sich streckende Primärwurzel hinein erschien ihm wohl zu abenteuerlich, jedenfalls erklärt er den Wandel der Keimachsen-Oberhaut und der Wuchsrichtung nicht. Ebenso erklärt HUMMEL (1946) weder den Wandel der Oberhaut noch die damit verbundene plötzliche Änderung der Wuchsrichtung dieses komplexen Organs. Mit der Wurzelrinde und den inneren Zellschichten der Keimblattscheide gelangen die Plumula und das Hypokotyl im Keimjahr 4–6 cm tief in die Erde, die Spitze der später allmählich gleichfalls in die Länge wachsenden Primärwurzel etwa 10 cm tief. Die Streckung der Primärwurzelrinde mit der Keimblattscheide schiebt den ganzen Basalteil des Embryos mit dem zunächst äußerst kurzen Zentralzylinder der Hauptwurzel, dem gleichfalls sehr kurzen Hypokotyl, der von der Keimblattscheidenbasis fest eingeschlossenen Plumula durch geotropes Wachstum etwa 4–6 cm tief in den Boden.

Dabei bleibt auch der apikale Abschnitt der Keimwurzel unter dem Hypokotyl zunächst kurz. Nach Beendigung des Längenwachstums entwickelt sich (im März–April) aus dem unterhalb der Plumula befindlichen, kurzen Hypokotyl die Knolle, die im ersten Jahr höchstens erbsengroß wird (→ **Abb. 7, 8**). Sie überdauert als Speicherorgan die Trockenheit des Sommers, während die Primärwurzel und die Keimblätter samt Keimblattscheide schon im Mai absterben.



Abb. 7 | Keimpflanzen, ausgegraben, von der Seite. Der Sprossvegetationspunkt ist in die Wurzel verlagert und schwillt zur Hypokotylknolle an.

Abb. 8 | Zwei Keimpflanzen mit dem oberen, glatten Abschnitt der Keimblattscheide und ihrem unteren, von der Keimwurzel umgebenen, dünneren, von abgestorbenen Wurzelhaaren rauen, bräunlichen, geschlängelten Abschnitt, der den Sprossvegetationspunkt tiefer in den Boden verlagert. Die Grenze zwischen dem geonegativ wachsenden oberen Abschnitt der Keimblattscheide und dem von der Keimwurzel umgebenen, geopositiv wachsenden unteren Abschnitt ist wie in Abb. 8 deutlich zu erkennen (Pfeile, Doppelpfeil in → **Abb. 6**).



Im Spätherbst beginnt die am Scheitel der Knolle gebildete und durch Absterben der Keimblattscheide frei gewordene Knospe auszuwachsen. Aus den Seitenflächen der Knolle brechen unverzweigte sprossbürtige Wurzeln heraus (→ **Abb. 11**). Aus der Sprossknospe entwickelt sich das bereits im Sameninneren am Embryo angelegte Niederblatt, das als Knospenschuppe die Anlage des einzigen Laubblatts einhüllt. Dieses biegt, wie auch die Laubblätter der späteren Jahre, seinen Blattstiel zunächst hakenartig geopositiv ein und entfaltet sich im kommenden Vorfrühling (kurz nach der Blütezeit der erwachsenen Pflanzen), also im 2. Jahr nach der Samenausstreung. Seine Spreite ist handförmig 3–5-teilig (→ **Abb. 9**). Die Basis dieses einzigen Laubblatts umschließt die terminale Erneuerungsknospe. Im Sommer sterben die schon im vorigen Spätherbst gebildeten sprossbürtigen Wurzeln ab, die zwar länger werden als die Primärwurzel, aber wie diese unverzweigt bleiben. In jeder Vegetationsperiode nimmt

nun der Durchmesser der etwa kugelförmigen Knolle zu, ebenso die Zahl der Wurzeln (schließlich 15–50, → **Abb. 10**). Nach Untersuchungen von ZIMMER & GIRMEN (1987) ist die Intensität der Wurzelbildung bei 5°C stärker als bei höheren Temperaturen. Von Jahr zu Jahr wird außer wenigen Niederblättern ein einziges, zunehmend größeres Laubblatt mit immer stärker gegliederter Spreite gebildet (→ **Abb. 9**). Vier Jahre nach der Keimung gelangt nach IRMISCHS (1860) Beobachtung die Mehrzahl der Pflanzen zur Blüte, die übrigen im Jahr darauf. An der Basis des Blütenstängels stehen nun an der Knolle 2–6 häutige Niederblätter, auf sie folgt das grundständige Laubblatt, das sich erst nach dem Blütenstängel entfaltet. In seiner scheidigen Basis findet man schon zur Blütezeit die Achselknospe für die nun sympodiale Innovation. Wenige Millimeter unter der Blüte steht ein Scheinquirl aus 3 gestielten, ebenfalls gelappten Hochblättern, die die Blütenknospe zunächst einhüllen.



Abb. 9 | Jungpflanzen im 2. Jahr nach der Aussaat. Im Jugendstadium wird jährlich außer 2–5 Niederblattknospenschuppen nur **ein** Laubblatt gebildet.

In den seltenen Fällen, dass 2 Laubblätter am Grund des Blütenstängels stehen, trägt fast immer das untere die Innovationsknospe. Diese bleibt im Sommer so klein, dass oft auf dem Gipfel der Knolle nicht einmal eine Erhöhung erkennbar ist. Ein Exemplar, das geblüht hat, kann im nächsten Jahr wieder blühen oder vegetativ bleiben und dann nur ein gestieltes, grundständiges Laubblatt ausbilden. Die Innovation erfolgt dann wieder monopodial aus der Terminalknospe. In die Knolle wird jährlich der basale, Niederblätter tragende Sprossabschnitt einbezogen, so dass sie nur im Keimjahr als Hypokotylknolle anzusprechen ist. Auch Knospen in der Achsel von Niederblättern können austreiben und zur

Verzweigung der Knolle führen. Diese kann nach Erstarren der Seitenknolle(n) auch 2 oder mehr Blütensprosse bilden. Im 5. und 6. Jahr kann sich das Gewebe im ältesten Teil der Knolle zersetzen, aber auch ältere Knollen können noch solide sein. Dass die Knollen jährlich neu gebildet werden, dass sie rhizomartig seien und gar kriechen, wie es als Unterschied zu sect. *Shibateranthis* angegeben wird, ist nicht richtig. Bei manchen anderen *Eranthis*-Arten (z. B. *E. longistipitata*) können jährlich mehrere Tochterknollen gebildet werden (Abb. bei RUKŠĀNS & ZETTERLUND 2018).



Abb. 10 | Abgeblühte Pflanze mit junger Sammelbalgfrucht über dem Scheinquirl aus 3 Hochblättern und dem grundständigen Laubblatt des Achseltriebes, der die Innovationsknospe an der Knolle bildet. Die Knolle trägt etwa 50 unverzweigte sprossbürtige Wurzeln (mit Mykorrhiza), die im Mai absterben. Wurzellänge und -tiefe <8 cm. Neue Wurzeln entstehen an der Knolle im September/Oktober.



Abb. 11 | Knolle mit beginnendem Wurzelaustrieb Ende September.



Abb. 12 | Knollen von *Eranthis hyemalis* im Juli mit den Narben abgestorbener Wurzeln. Rechts oben eine verzweigte Knolle (die vegetative Vermehrung erfolgt nur bei einem geringen Prozentsatz der Knollen).

Die Blüten werden im Mai angelegt. Die Blütenknospe wächst bis Ende September nur auf etwa 1 mm Länge heran. Im Oktober und November beginnt ein beschleunigtes Wachstum, so dass die Staubblätter im Winter schon über 2 mm lang werden. Dabei werden der Blütrieb und das Grundblatt wie bei anderen geophilen Sippen geopositiv eingekrümmt; der Stiel des grundständigen Blattes ist daher hakenförmig abwärts gekrümmt, ebenso der Blütenspross unterhalb des Hochblattquirls. Die Blüte tritt Ende Januar schon aus dem Involucrum heraus. Die Staubblätter und Fruchtblätter sind nun halb so lang wie in der geöffneten Blüte. So kann sich an warmen Frühlingstagen das Aufblühen sehr rasch vollziehen. Bereits Ende April welken die Hochblätter.

Blüten- und Ausbreitungsökologie. Die Blüten öffnen sich nach Eintritt eines Tages-Maximums von 7–8°C, sie schließen sich bei Kälte und abends um 18–19 Uhr sowie bei trüber Witterung und bilden über den Staub- und Fruchtblättern eine schützende Haube. Tagsüber breiten sich die Blütenhüllblätter zu einem flachen Stern aus. Dies ist ein vor allem durch Temperaturänderungen gesteuerter Wachstumsprozess. Beim Schließen wächst die Unterseite, beim Öffnen die Oberseite jeweils stärker als die Gegenseite. Die temperaturabhängige elektrochemische Potentialdifferenz der Membranen als Ursache der Bewegung untersuchten HEJNOWICZ et al. (1994). Das Öffnen und Schließen kann sich an bis zu 8 Tagen wiederholen. Während dieser Zeit erreichen die Blütenhüllblätter das Doppelte ihrer ursprünglichen Größe. Die Blüten sind homogam, die Narben sind also zur selben Zeit empfänglich, wie der Pollen ausgeschüttet wird. Pro Blüte werden (18–)20–30(–45) Staubblätter gebildet. Die Pollenfreisetzung erfolgt von unten nach oben, erreicht ihr Maximum in der Mittagszeit und dauert pro Blüte ca. 2–3 Tage. In den geschlossenen Blüten kann wohl durch vom Wind verursachte Bewegungen der Blüten spontane Selbstbestäubung erfolgen. Die meist 5–6 Nektarien produzieren pro Blüte zwischen 1,2 und 1,5 mg Nektar mit einer Zucker-Konzentration von 72% (MAURIZIO & GRAFL 1969; RYSIAK & ŻURAW 2011). Zur Blütezeit im Februar sind in der Regel nur vereinzelte Insekten auf Nahrungssuche. Bei späterer Blütezeit sind es vorwiegend Bienen und Fliegen.

Die **Ausbreitung der Samen** wird als Ombro-Hydrochorie bezeichnet. Als „Regenballist“ nutzt der Winterling die Energie der auftreffenden Regentropfen zum Ausschleudern der Samen aus den schalenförmig geöffneten, elastischen Balgfrüchtchen. Dadurch werden Ausbreitungsdistanzen von mehreren Dezimetern erreicht. EMIG et al. (1999) ermittelten im Labor Ausbreitungsweiten von bis zu 1,28 m, nicht nur durch auffallende Wassertropfen, sondern auch, und sogar effektiver, durch Wind. Infolge ihres hohen Gewichts fallen aber die meisten Samen bei Wind- und Wasserausbreitung in einer Entfernung von wenigen Dezimetern nieder. Außerdem wird angegeben, die am Boden liegenden Samen würden „wegen der ihnen anheftenden Futterkörperchen (Elaiosomen)“ von Ameisen weiter transportiert, in ihre Nester verschleppt und so weiträumig ausgebreitet (DÜLL & KUTZELNIGG 2011 S. 308), aber weder bei SERNANDER (1906) noch bei EMIG et al. (1999) wird Myrmekochorie angegeben. Ein diskretes Elaiosom konnte ich (EJJ) nicht beobachten, allerdings könnte auch die frische Samenschale als ganze für Ameisen attraktiv sein. Die 2,5 × 1,8 mm großen Samen sind frisch viermal so schwer (im Mittel 16,8 mg) wie trocken. Die frischen Samen sind glatt und gelb (→ **Abb. 13**), beim Austrocknen werden sie braun, ihre Oberfläche skulpturiert. Für die Weiterentwicklung des zunächst winzigen Embryos dürfen sie nicht austrocknen. Die Keimung beginnt im Dezember.



Abb. 13 | Fruchtende Pflanzen von oben. Die Bälge öffnen sich etwa 2 Wochen nach der Blütezeit, sie enthalten (3–)5(–8) kugelige Samen. – (Alle Farbfotos vom Bearbeiter).

Inhaltsstoffe. Charakteristisch für die Gattung sind Methylchromonderivate. So führt *E. hyemalis* Khelloolglucosid im Kraut und in den Knollen, in Blättern und Blüten Kaempferol- und Quercetin-Glykoside. Nachgewiesen wurden 2 herzwirksame Glykoside (Eranthin A und B), Bufadienolide (?) und Corytuberin. In der Knolle wird außer viel Stärke 10 % Fett gespeichert. Magnoflorin (ein Benzylisochinolinalkaloid) konnte in Spuren in *E. hyemalis* nachgewiesen werden, Ranunculin fehlt. Die Gattung gilt als chemisch relativ wenig untersucht. Es wurden seltene Fettsäuren und ein interessantes Lectin beschrieben.

Verwendung als Zierpflanzen. *E. hyemalis* stellt einen hochgeschätzten Frühjahrsblüher dar. Er wird im Gebiet mindestens seit der 2. Hälfte des 16. Jahrhundert kultiviert (LOBELIUS 1576, CAMERARIUS 1588, Abbildung bei BAUHIN 1598, als *Aconitum hyemale* im Hortus Eystettensis von BESLER 1613, alle zitiert bei MARZELL (1972), vgl. auch KRAUSCH (2003). Er breitete sich zunächst nur in fürstlichen Gärten aus, erst um 1630 erscheint er in Leipzig, Basel, Kopenhagen und im braunschweigischen Garten im Dorf Hessen, später zunehmend mit der Anlage von Landschaftsparks. Seit 1922 ist der Bastard *E. × tubergenii* BOWLES (*E. hyemalis* x *E. cilicica*) des holländischen Züchters Tubergen/Haarlem in Kultur. Die bekannteste Sorte dieser Kreuzung ist ‘Guinea Gold’, sie blüht etwas später als *E. hyemalis*, hat größere und leuchtend gelbe Blüten, die von einer leicht bronzefarbenen Hochblattthülle umgeben

werden. Darüber hinaus ist die Anzahl der röhrenförmigen Nektarien (= nektarfertile Kronblätter) auf Kosten der Staubblätter vermehrt, so dass die Blüten in der Regel keine Staubblätter aufweisen. Der Artwert von *E. cilicica*, die sich durch anfangs bronzefarben überlaufene Blätter mit tiefer geteilten Abschnitten und schmälere Zipfeln, einen rötlichen Stängel und eine etwas spätere Blütezeit von *E. hyemalis* unterscheiden soll, ist umstritten. Auch der Hybridcharakter von *E. × tubergenii* wird angezweifelt. Der Bastard soll steril sein (das würde für die Selbständigkeit der beiden Elternarten sprechen) und kann nur durch Teilung der allerdings sehr wüchsigen Knollen vermehrt werden. Erst in neuerer Zeit werden von Liebhabern auch weißblütige asiatische Arten kultiviert, vor allem *E. pinnatifida* (s. oben), vorwiegend im Alpenhaus, denn die an ein zuverlässiges Frühjahr gewohnten Pflanzen leiden im ozeanischen Westen unter Spätfrösten, obwohl das Laub leichten Frost offenbar unbeschadet überdauert. Wegen seiner sehr frühen Blütezeit ist vor allem *E. sibirica* frostgefährdet (WAHLSTEEN 2014).

Krankheiten und Schädlinge. *E. hyemalis* wird auf der Blattunterseite von dem falschen Mehltaupilz *Peronospora eranthisis* (PASS.) A. FISCH. befallen. Weiter finden sich auf den Blättern die Rostpilze *Puccinia actaeae-agropyri* FISCH., *P. actaeae-elymi* MAYOR und *P. cerasi* (BER.) CAST. Der Brandpilz *Urocystis eranthisis* PASS. befällt Laubblätter und Fruchtblätter.

Volksnamen. (MARZELL 1972) Nach der frühen Blütezeit Winterling oder Winterblume, auch Winterstern wegen der Sternform der Blüte, Osterblümlü (Leutersberg bei Freiburg/Brsg.), auch Christwurz (wie *Helleborus niger*), dänisch Juleklokke, slowenisch Bozicni koren (Weihnachtswurzel) genannt, wegen der gelben Blütenfarbe Butterbälleli (Schaffhausen), oder Ankenblümlü (Munzingen bei Freiburg/Brsg.; Anken = Butter). Wegen des Vergleichs der Knolle mit der *Aconitum*-Knolle (Wolfskraut) früher auch Kleine Winterwolfswurz (el) oder Winterwolfskraut; auch Ackerwurz (W-Friesland, Walcheren) vielleicht verstümmelt aus *Aconitum*, da niederländisch auch Aconietjes); Tag- und Nachtblume, vielleicht wegen des abendlichen Blütenschließens.

Danksagung: Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. J.W. Kadereit (Mainz) für die gründliche Durchsicht der Erstfassung des Manuskriptes und für mehrere sachliche Hinweise. Herrn Dr. Erik Welk (Halle/Saale) danke ich für den Entwurf der Arealkarten und für mehrere Hinweise auf neue Literatur. Das pdf hat dankenswerter Weise wieder Frau Doris Franke (Mainz) angefertigt.

Literaturverzeichnis

AESCHIMANN, D. et al. 2004: Flora Alpina. – Bern, Stuttgart, Wien: Haupt.

ARZT, T. 1933: Über die Embryobildung von Pseudomonokotylen (*Podophyllum emodi* und *Eranthis hiemalis*). – Beih. Bot. Centralbl. **50**, 1. Abt.: 671–696.

CLARKE, G.C.S., PUNT, W. & P.P. HOEN 1991: Ranunculaceae. North West European pollen flora, 51. – Rev. Paleobot. Palynol. **69**:117–271.

COLASANTE, M. & I. RICCI 1974: Forme triploidi e diploidi di *Eranthis hyemalis* SALISB.: Omologie e differenze nel corredo cromosomico. – Annali Bot. (Roma) **33**: 139–150.

- COMPTON, J.A. & A. CULHAM 2002: Phylogeny and circumscription of tribe Actaeae (Ranunculaceae). – Syst. Bot. **27**: 502–511.
- DÜLL, R. & H. KUTZELNIGG 2011: Neues botanisch-ökologisches Exkursions-Taschenbuch. Das Wichtigste zur Biologie der bekannten heimischen Pflanzen. 7. Aufl. Wiebelsheim: Quelle & Meyer.
- EMIG, W., HAUCK, I. & P. LEINS 1999: Experimentelle Untersuchungen zur Samenausbreitung von *Eranthis hyemalis* (L.) SALISB. (Ranunculaceae). – Bull. Geobot. Inst. ETH **65**: 29–41.
- ERST, A.S., SUKHORUKOV, A.P., MITRENINA, E.YU, SKAPTSOV, M.A., KOSTIKOVA, V.A., CHEMISHEVA, O.A., TROSHKINA, V., KUSHUNINA, M., KRIVENKO, D.A., IKEDA, H., XIANG, K. & W. WANG 2020a: An integrative taxonomic approach reveals a new species of *Eranthis* (Ranunculaceae) in North Asia. – Phytokeys **140**: 75–100.
- ERST, A.S., TASHEV, A.N. & S.T. BANCHEVA 2020b: New record of *Eranthis bulgarica* (STEF.) STEF. (Ranunculaceae) for the flora of Serbia. – Systematic Notes **121**: 32–36.
- FLORAWEB – <http://www.floraweb.de>
- GOVAERTS, R. 2021: Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://www.plantsoftheworldonline.org/> Retrieved 14 November 2021.
- GREGORY, W.C. 1941: Phylogenetic and cytological studies in the Ranunculaceae Juss. – Trans. Am. Phil. Soc. N.S. **31**: 443–521.
- HACCIUS, B. 1957a: Über die Regenerationsfähigkeit junger Embryonen von *Eranthis hiemalis* nach Colchicin-Behandlung. – Naturwiss. **44**: 18–19.
- HACCIUS, B. 1957b: Regenerationserscheinungen an pflanzlichen Embryonen nach Behandlung mit antimitotisch wirksamen Substanzen. – Beitr. Biol. Pfl. **34**: 3–18.
- HACCIUS, B. 1964: Restitutionserscheinungen an pflanzlichen Meristemen nach Röntgenbestrahlung 2. Adventiv-Embryonie nach Samenbestrahlung von *Eranthis hiemalis*. – Planta (Berlin) **62**: 355–372.
- HACCIUS, B. & E. REINHOLZ 1953: Somatisch induzierte Veränderung der Keimblattzahl bei *Eranthis hiemalis* durch Röntgenstrahlen. – Naturwiss. **40**: 533.
- HEGI, G. 1974: Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Band III/3, 2. Aufl. – München: Carl Hanser-Verlag.
- HEJNOWICZ, Z., TRĘBACZ, K. & A. SIEVERS 1994: Temperature-dependent changes of membrane potentials in cells of thermonastic tepals of *Eranthis hyemalis* (L.) SALISB. – Acta Soc. Bot. Pol. **63**: 219–227.
- HUMMEL, K. 1946: Die Periodizität der Blütenentwicklung bei Vorfrühlingsblüchern. – Habilitationsschr. Tübingen.
- HUTH, E. 1893: Revision der kleineren Ranunculaceen-Gattungen *Myosurus*, *Trautvetteria*, *Hamadryas*, *Glaucidium*, *Hydrastis*, *Eranthis*, *Coptis*, *Anemonopsis*, *Actaea*, *Cimicifuga* und *Xanthorhiza*. – Bot. Jahrb. **16**: 278–324.

- IRMISCH, T. 1860: Über einige Ranunculaceen III. *Eranthis hiemalis*. – Bot. Zeitung **18**: 212–227.
- JENSEN, U. 1971: Zur systematischen Stellung der Helleborinae (Ranunculaceae). – Taxon **20**: 747–758.
- KADEREIT, J.W. & V. MELZHEIMER 2021: Die Ranunculaceae der Flora von Zentraleuropa: Familie Ranunculaceae. – Publ. unter <http://www.flora-deutschlands.de/ranunculaceae.html>.
- KRAUSCH, H.-D. 2003: “Kaiserkron und Päonien rot...” – Entdeckung und Einführung unserer Gartenblumen. – München, Hamburg: Dölling & Galitz.
- KURITA, M. 1957: Chromosome studies in Ranunculaceae. VII. Karyotypes of *Eranthis* and some other genera. – Mem. Ehime Univ. **II**, 2: 325–334.
- LAWRENCE, G.H.M. 1960: *Eranthis hyemalis* and *Eranthis Tubergenii*. – Baileya **8**: 18–20.
- LEE, C.S., YEAU, S.H. & N.S. LEE 2012: Taxonomic status and genetic variation of Korean endemic plants *Eranthis byunsanensis* and *Eranthis pungdoensis* (Ranunculaceae) based on nrDNA ITS and cpDNA sequences. – J. Plant Biology **55**: 165–177.
- LUFEROV, A.N. 2004: Taksonomičeskij konspekt ljutikovych (Ranunculaceae) Dal'nego Vostoka Rossii. – Turczaninowia **7**: 5–84.
- MARZELL, H. 1972. Wörterbuch der deutschen Pflanzennamen. 2. Band. – Leipzig: S. Hirzel Verlag.
- MAURIZIO, A. & I. GRAFL 1969: Das Trachtpflanzenbuch (pp. 252–253). – München: Ehrenwirth Verlag.
- NAKAI, T. 1937: Plants dedicated to Prof. Shibata. – Bot. Mag. Tokyo **51**: 364.
- PARK, S.Y., JEON, M.J., MA, S.H., WAHLSTEEN, E., AMUNDSEN, K., KIM, J.H., SUH, J.K., CHANG, J.S. & Y.H. JOUNG 2019: Phylogeny and genetic variation in the genus *Eranthis* using nrITS and cpITS single nucleotide polymorphisms. – Horticulture, Environment, and Biotechnology **60**: 239–252.
- RECHINGER, K.H. 1963 ff.: Flora Iranica. – Graz: Akad. Druck- und Verlagsanstalt.
- RUKŠĀNS, R. & H. ZETTERLUND 2018: *Eranthis iranica* (Ranunculaceae) RUKŠĀNS & ZETTERLUND – new species of winter aconite from Iran. – International Rock Gardener **108** December: 2–19.
- RYSIAK, K. & B. ŽURAW 2011: The biology of flowering of winter aconite (*Eranthis hyemalis* (L.) SALISB.). – Acta Agrobotanica **64**: 25–32.
- SALISBURY, E.J. 1919: Variation in *Eranthis hyemalis*, *Ficaria verna* and other members of the Ranunculaceae, with special reference to trimery and the origin of the perianth. – Ann. Bot. **33**: 47–79.
- SCHÖFFEL, K. 1932: Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. – Planta **17**: 315–371.
- SERNANDER, R. 1906: Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. – K. Svenska Vet.-Akad. Handl. **41**: 1–410.
- SIMON, CH. 1980: Ein Beitrag zur *Eranthis*-Diskussion. – Bauhinia **7**: 3–5.

- SLAVÍKOVÁ, Z. 1965: Zur Blütenmorphologie von *Eranthis hiemalis* (L.) SALISB. und *Helleborus viridis* L. – Nov. Bot. (Praha) 1965: 37–43.
- STEBLER, TH. 2021: <https://pollen.tstebler.ch/MediaWiki> abgerufen am 15.11.2021.
- TAK, M.A. & B.A. WAFAI 1996: Somatic chromosome structure and nucleolar organization in *Anemone coronaria* L., *Ranunculus asiaticus* L. and *Eranthis hyemalis* SALISB. (Ranunculaceae). – Phytomorphology **46**: 377–385.
- TUTIN, T.G. et al. 1964–1980: Flora Europaea. – Cambridge: Univ. Press.
- UEHLINGER, A. 1926: Über *Eranthis hiemalis* (L.) SALISB. – Mitt. Naturf. Ges. Schaffh. **5**: 85–95.
- VVEDENSKIJ, A.I. 1972: Conspectus florae Asiae mediae. (russ.: Opredelitel rastenij Srednej Azii Tom III.) Tomus III. – Taschkent.
- WAHLSTEEN, E. 2014: The genus *Eranthis*. – Internet-Blog.
- WANG, W., LU, A.-M., REN, Y., ENDRESS, M.E. & Z.-D. CHEN 2009: Phylogeny and classification of Ranunculales: Evidence from four molecular loci and morphological data. – Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **11**: 81–110.
- WILHALM, TH. & A. HIPPOLD 2006: Rote Liste der gefährdeten Gefäßpflanzen Südtirols. – Gredleriana **6**: 115–196.
- XIANG, K.-L., ERST, A.S., YANG, J, PENG, H.-W., ORTIZ, R., JABBOUR, F., ERST, T.V. & W. WANG 2021: Biogeographic diversification of *Eranthis* (Ranunculaceae) reflects the geological history of the three great Asian plateaus. – Proc. R. Soc. B 288:20210281. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0281>
- YUAN, Q. & Q.-E. YANG 2006: Tribal relationships of *Beesia*, *Eranthis* and seven other genera of Ranunculaceae: evidence from cytological characters. – Bot. J. Linn. Soc. **150**: 267–289.
- ZIMMER, K. & M. GIRMEN 1987: Temperature dependence of the development of *Anemone blanda* and *Eranthis hyemalis*. – Gartenbauwissenschaft **52**: 263–265. ■