

Ein Versuch, die Arealentwicklung der Gattung *Chrysaspis* zu erläutern

Pokus o vysvětlení vývoje areálu rodu *Chrysaspis*

Radovan Hendrych

HENDRYCH R. (1978): Ein Versuch, die Arealentwicklung der Gattung *Chrysaspis* zu erläutern. [Attempted explanation of the area development in the genus *Chrysaspis*.] — Preslia, Praha, 50 : 119—137.

The evolutionary centre of the genus *Chrysaspis* DESV. (= *Trifolium* L. sect. *Chronosemium* SER. in DC.) appears to have been located in an area extending from S. Italy across the southern part of the Balkan Peninsula to E. Anatolia. Phylogenetically, the genus is relatively modern, having originated probably in the Upper Miocene. The majority of the species seem to have differentiated in the mountains and failed to become widespread before the onset of Pliocene. A marked natural migration is thought to have taken place in the intervals of the glacial and interglacial eras, proceeding in a northwesterly, northerly and northeasterly direction (*Ch. badia*, *Ch. spadicea*) or southerly direction (*Ch. boissieri*, *Ch. grandiflora*, *Ch. erubescens*, *Ch. billardieri* and *Ch. stenophylla*). The early stages of the postglacial era saw further migration of *Ch. badia* and particularly *Ch. spadicea*, the latter having the largest distribution area of them all. The last marked natural migration was that of *Ch. micrantha* and *Ch. patens*. The spread of *Ch. aurea*, *Ch. campestris* and *Ch. dubia* was supported by man and aided in various ways. These species were originally confined to their small, indigenous distribution areas which are difficult to delimit at the present time (southern part of the Balkan Peninsula) and became widespread as archaeophytic weeds. This period of their spread may be dated back to the Neolithic era when agriculture advanced over much of Europe across their natural distribution areas. During this migration these species became established as weeds of fields and wasteland and succeeded even in colonizing pastures and semi-natural habitats, influenced only indirectly by man. Their advance has continued up to the present time and is obvious even in extra-European and overseas countries. At the end of the paper there is a proposed conspectus of the genus and a key to species.

Botanisches Institut der Karls-Universität, Benátská 2, 128 01 Praha 2, Tschechoslowakei.

Das Studium gewisser Fragen über die Gattung *Chrysaspis* DESV. (HENDRYCH 1976) hat mich zu Erwägungen geführt, ob es möglich wäre, ihr Entwicklungszentrum zu ermitteln oder hypothetisch festzustellen. Nach Möglichkeit bestrebte ich mich, aufgrund von Hauptmomenten der chorologischen Geschichte bekannter Arten dieser Gattung Schlussfolgerungen zu ziehen.

Die phylogenetische Herkunft der Gattung *Chrysaspis* ist bisher noch immer ziemlich unklar. Wahrscheinlich liegt sie entfernt irgendwo im Entwicklungsgrund der Gattung *Trifolium* L. s. l. oder eher in den Gründen der ganzen Tribus *Trifolieae* BRONN (1882 : 162), eventuell gemeinsam mit diesen auch in den Gründen der Tribus *Lupineae* BOBROV (1967 : 1596), der beiden in den nördlicheren Lagen der heutigen (oder eher damaligen ?) Holarktis wahrscheinlich entstandenen Tribus. Nach dem Abstieg der Ausgangstypen in niedrigere geographische Breiten, vor allem in die Umgebung des Paläomediterrans, trat bei irgendwelchen Gattungen eine erhöhte Differenzierung der Arten, bzw. auch Entstehung neuer Gattungen, ein. Dies kommt bisher im ganzen Mediterran zum Ausdruck, wie es bei den Gattungen *Medicago* L. (MEUSEL et JÄGER 1962 : 253)

und *Melilotus* MILL. (SCHULZ 1901 : 680) oder bei einigen Gruppen (? Gattungen in Presls Auffassung — BOBROV 1967 : 1596—1599) der Gattung *Trifolium* L. s. l. der Fall ist. Bei der Gattung *Ononis* L. (MEUSEL et JÄGER 1962 : 250) äussert es sich mehr im Westteil des Mediterrans. Ein solches Gebiet eventuell stellt im Gegenteil sein Ostteil dar, wie es deutlich die polytypische Gattung *Trigonella* L. (MEUSEL et JÄGER 1962 : 253) und die monotypischen Gattungen *Parochetus* BUCH.-HAM. in D. DON und *Factorowskya* EIG oder die relativ oligotypische Gattung *Chrysaspis* zeigen.

Als Richtschnur zur Feststellung des Entwicklungszentrums der Gattung *Chrysaspis* schien die Ermittlung der Zahlenverteilung aller ihrer Arten geeignet zu sein. Ein Kartogrammschema, das ich zu diesem Zweck auf übliche Weise zusammengestellt hatte, bot selbst an sich ein in jeder Hinsicht befriedigendes Bild nicht dar, wenn es auch die verhältnismässig stärkste Anhäufung der Arten (insgesamt 13) im Raum von Sizilien und Süditalien aus bis nach Anatolien verriet (cf. HENDRYCH 1965 : 83, 1975 : 34). Ein analoges Bild brachte jedoch das Abwägen der Lokalisierung des Entwicklungszentrums aufgrund der geographischen Verteilung jener Arten, die aus guten Gründen als die innerhalb der Gattung ursprünglichsten anzusehen sind, z.B. *Ch. badia* (MEUSEL et al. 1965 : Tab. 236; HENDRYCH 1965 : 75), *Ch. velenovskyi*, *Ch. aurea* (MEUSEL et al. 1965 : Tab. 235; Fig. 6), *Ch. barbulata* (Fig. 6), *Ch. sintenisii* (Fig. 1), *Ch. grandiflora* (Fig. 3) u.a. In diesem Fall, ähnlich wie bei den auf Zahlenverteilung der Arten beruhenden Erwägungen, wirkte störend vor allem das Areal von *Ch. aurea* bzw. von *Ch. badia*. Trotzdem war es weder nötig noch möglich das ermittelte Ergebnis ganz zu verwerfen, wenn es auch aus den oberwähnten Gründen kein befriedigendes Resultat darbot. Nachdem ich von allen erwogenen Arten *Ch. aurea* und *Ch. badia* ausgeschieden hatte, schien es, dass sich das Entwicklungszentrum im Raum vom Südteil der Balkanhalbinsel bis nach Anatolien befände. Für eine wertvolle Ermittlung hielt ich den Umstand, dass die Ergebnisse beider Erwägungen einander nicht widersprachen, auch wenn sie sich einander nicht deckten.

Weitere Erwägungen führten mich zum Versuch, für die hypothetische Feststellung des Entwicklungszentrums der Gattung *Chrysaspis* die Arten von stenochorer bis substenochorer Verbreitung auszunützen. Ich erwog dabei, dass es sich um eine entwicklungsmässig junge Gattung handelt, die sich trotz aller möglichen Änderungen ihrer Verbreitung stets noch eher in der Nähe ihres Initialareals als nur sozusagen im Refugialraum befindet. Das auf diese Weise erworbene Synareal (Gesamtareal) von stenochoren bis substenochoren Arten bot das gewissermassen befriedigendste Ergebnis (Fig. 5), insbesondere wenn dieses mit den durch die vorhergehenden Methoden erworbenen Ergebnissen ergänzt oder auch konfrontiert wurde. Das Resultat zeigt, dass das Entwicklungszentrum der Gattung *Chrysaspis* im Raum von Süditalien aus über die Südhälfte der Balkanhalbinsel nach Ostanatolien liegt.

Ich habe schon einen Einwand aufgeworfen, der erhoben werden könnte, u.zw. dass das ermittelte Ergebnis nicht ein Bild der Lokalisierung des Entwicklungszentrums der Gattung, sondern die geographische Lage der konzentrierten Reliktivität eines wesentlichen Teiles der bisher bestehenden Arten der Gattung *Chrysaspis* bietet. Gegen diesen Einwand spricht unter anderen die auffällige Asymmetrie des abgegrenzten Gebietes gegenüber dem ganzen Mediterran, da das ermittelte hypothetische Zentrum auffallend und deutlich im Nordostteil des Mittelmeergebietes liegt. Ich vermute, dass

im Falle, dass es sich um ein Aufbewahrungszentrum (Zentrum des Überlebens aus früheren Zeiten), d.h. um den Rest einer wesentlich ausgedehnteren ehemaligen Verbreitung handelte, es möglich wäre, z.B. im Westteil des Mittelmeergebietes wenigstens eine spezifisch schwächere Analogie des Ostmediterranzentrums zu erwarten. Nichts, man kann sagen nicht einmal im Falle einer einzigen Art, ist jedoch dort zu finden.

Die geschilderten Tatsachen oder Erwägungen bestätigen die Arbeitsvoraussetzung, dass die Gattung *Chrysaspis* entwicklungsmässig ziemlich jung ist. Ich bin der Ansicht, dass sie erst aus dem Neogen, vielleicht aus dem Oberem Miozän stammt (cf. HENDRYCH 1965 : 84). Ihre innere Entwicklung (Differenzierung der Arten) verlief wahrscheinlich ziemlich rasch und verwirklichte sich dabei im Rahmen eines nicht allzu grossen generischen Initialareals, das beiläufig im hypothetisch abgegrenzten Raum lag.

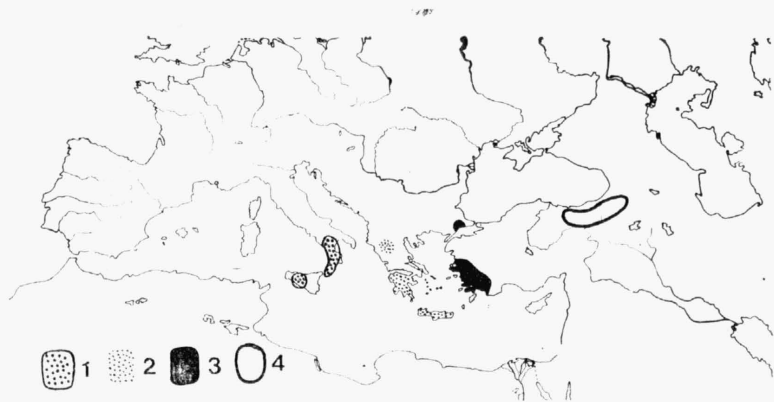


Fig. 1. — Areale der Arten *Ch. brutia* (1), *Ch. aurantiaca* (2), *Ch. mesogitana* (3) und *Ch. sintenisii* (4).

Es scheint, dass die Mehrheit ihrer Arten sich ursprünglich in den Bergen, zu mindestens in den montanen oder unmittelbar in supramontanen bis auch alpinen Lagen konstituierte (cf. HENDRYCH 1965 : 83—84). Dafür spricht der Umstand, dass ein Teil der Arten an derartige Lagen bisher gebunden ist. Ich meine hier *Ch. sintenisii*, die beiden Arten der Sektion *Badiae* (*Ch. badia* und *Ch. spadicea*), weiter gilt dies in gewissem Mass auch für einige Arten der Sektion *Speciosae*; ähnlich kann man über die Arten *Ch. velenovskyi* und *Ch. barbulata* (teilweise über *Ch. aurea*) aus der Series *Agrariae* der Sektion *Chrysaspis* (pag. 124) urteilen. Dies sind vorwiegend Arten, die innerhalb der Gattung *Chrysaspis* als die ursprünglichsten erscheinen. Später — aber trotzdem wahrscheinlich ziemlich früh — führte der Speziationsprozess zur Entstehung von Arten, die sich an tiefere Lagen anpassten. Schliesslich konstituierten sich gewisse Arten — im Verhältnis zu den obenerwähnten im Rahmen der Gattung eher mehr abgeleitete oder die abgeleiteten — durchweg als Arten der Niederungs- bis Vorgebirgslagen.

Parallel, aber auch später, ungefähr noch vor dem Schluss des Pliozäns und in den ersten Phasen des Quartärs, in Anknüpfung an den angedeuteten

Prozess, verschoben sich einige Arten migrationsmässig oder verbreiteten sich weiter ausserhalb der Grenzen des Entwicklungszentrums. In dieser Phase der Arealogenese kann man auf die Bildung von Ursachen für eine weitere Verbreitung von *Ch. badia* und *Ch. spadicea* schliessen, die auch nordwestwärts bis nordwärts von dem hypothetischen Entwicklungszentrum vordringen konnten. Vielleicht waren auch *Ch. sebastiani* und *Ch. grandiflora* imstande, aus dem angegebenen Raum sich nordostwärts zu verbreiten. Schon auch für diesen Zeitabschnitt dürfte die Verschiebung der Areale z. B. von *Ch. erubescens*, *Ch. boissieri*, *Ch. billardieri* und *Ch. stenophylla* beiläufig südwärts vom Zentrum erwogen werden, soweit sich allerdings dieser nicht erst später, im Verlauf des Quartärs, verwirklichte, möglicherweise in gewissen Interglazialphasen bzw. in günstigen Interstadialen.

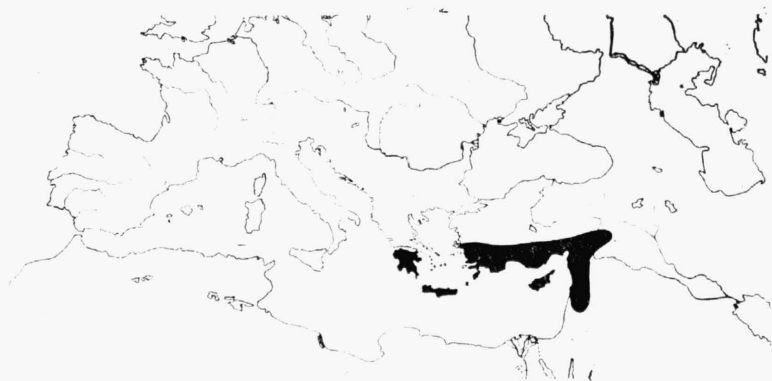


Fig. 2. — *Ch. boissieri*.

Wie die Migrationen der Arten unserer Gattung im Verlauf des Pleistozäns waren, darüber kann man jedoch nur schwierig ein Urteil fällen. Im allgemeinen kann man vermuten, dass diese eher von einem Rückgangscharakter sind, der manchenorts (vor allem in den Glazialen, insbesondere in deren Stadialen) zu Disjunktionen führt [diese sind bisher erkennbar, z. B. bei *Ch. grandiflora* (Fig. 3) und *Ch. sebastiani* (Fig. 4)], wenn auch in den Interglazialzeiten bei vielen Arten mehr die verbreitenden Migrationen angenommen werden können.

Eine weitere Migrationsphase kann am Ausgang des letzten Glazials und am Anfang des Postglazials vorausgesetzt werden. Für die angegebenen Zeitabschnitte können bei *Ch. badia* die Möglichkeiten von Verbreitung des Areals oder einzelner Arellen oder deren Gruppen aus den pleistozänen Refugialgebieten im Raum der Pyrenäen, Alpen, Karpaten und deren Umgebung bis in die der heutigen ähnliche Form erwogen werden. Eine derartige Phase aus den angeführten Zeiten kann insbesondere für die Deutung der Verbreitungsentwicklung von *Ch. spadicea* (zum ersten Mal in das mitteleuropäische Subareal) vorausgesetzt werden, bei welcher Art etwa im Verlauf des fortschreitenden Postglazials ein grosser Aufschwung zustande kam, wo sich ihr fennoskandinavisches und nordosteuropäisches Subareal wahrscheinlich gestaltete (HENDRYCH 1975 : 35). In den voraussetzbaren damaligen

(im Süden befindlichen) Refugien verschwand dagegen diese Art, oder ihre Aellen verkleinerten sich wenigstens in Refugien.

Die chronologisch letzte natürliche Migrationsphase stellte wohl die Bewegung der Arten *Ch. micrantha* (Fig. 9) und *Ch. patens* (HENDRYCH 1966b : 143) dar, die wahrscheinlich über einen grossen Teil des ganzen oder beinahe ganzen Postglazials vor sich ging, wenn auch — besonders bei der ersten Art — die Ursachen teilweise schon in den vorhergehenden Zeitabschnitten ausgebildet werden konnten.

Ein besonderes Kapitel der chorologischen Entwicklung der Gattung *Chrysaspis* scheint die Verbreitung der Arten *Ch. aurea* (Fig. 6), *Ch. campestris* (Fig. 7) und *Ch. dubia* (Fig. 8) zu sein. Diese Arten kontrastieren durch ihre verhältnismässig ausgedehnten Areale auffällig mit der absoluten Mehrheit der übrigen Arten der Gattung. Untersucht man diese Areale und insbesondere den Charakter von Standorten des Vorkommens dieser Arten, gelangt man zum Verdacht, dass ihre Verbreitung, deren Gestalt und Ausdehnung vorwiegend, ja sogar zum grössten Teil sekundär sind. Es erscheint nämlich als wahrscheinlich, dass sie in ihrer grössten Ausdehnung als anthropogen bedingt entstanden. Auf eine solche Deutung ihrer Genese könnte schon der Umstand hinweisen, dass es nicht scheint, dass diese Arten — besonders in der mittleren bis nördlichen Zone Europas, aber auch anderswo — an manchen Orten in Assoziationen oder Formationen von mehr primärem und natürlichem Charakter vorkämen.

Einen weiteren Grund für eine derartige Erwägung bringt ein Vergleich ihrer Verbreitung mit der Ausdehnung der grossflächigen Landwirtschaft in Europa und den benachbarten Gebieten. Bei *Ch. campestris* (Fig. 7) ist dieser Vergleich am auffälligsten (Fig. 10/5), vielleicht mit Ausnahme von Ost- bis Nordosteuropa und teilweise von Mittelosten. Nur wenig kleiner ist diese Übereinstimmung bei *Ch. dubia* (Fig. 8), die als Typ von mehr ozeanischem (allerdings nicht ozeanischem im rechten Sinne) Charakter in diesen Richtungen nach Osten und Nordosten (analog jedoch auch in Nordafrika) nicht so weit vordringt. Etwas unterschiedlicher von den zwei obenangeführten Arten steht die Sache mit *Ch. aurea* (Fig. 6). Bei dieser Art stimmt mit der Grenze grossflächigen Landwirtschaft nur die nördliche und nordöstliche Arealgrenze auffällig überein. Die südliche wie auch westliche Arealgrenze liegen jedoch im Gegenteil sehr unterschiedlich von den entsprechenden Landwirtschaftsgrenzen (Fig. 10/5). Ich bin der Ansicht, dass hier der (thermisch) submontane bis montane Charakter von *Ch. aurea* zum Ausdruck kommt, der auch in der lokalen Verbreitung (Frequenz) in verschiedenen Teilen Mitteleuropas einigermaßen erkennbar (wenn auch nicht ganz ausgeprägt) ist. Er äussert sich jedoch durch die Anwesenheit der Art in den Pyrenäen, Apenninen, im gebirgen Teil der Krim und im Kaukasus, wo überall sich ihre disjunktiven Aellen befinden.

Diese Arten wurden zu Segetalunkräutern möglicherweise schon zur Zeit der primitiven Landwirtschaft und als solche drangen sie nach und nach weit hinter die Grenzen ihrer autochthonen Verbreitung vor. Diese ursprüngliche Verbreitung musste nicht und wahrscheinlich war auch nicht allzu ausgedehnt. Bei allen drei in Erwägung kommenden Arten konnte sie am ehesten an das Gebiet des südlichen oder mittleren Teiles der Balkan-

halbinsel gebunden sein. Für die Entstehung dieser Vorstellung bestehen einige Gründe.

Erstens ist dieses Gebiet in das hypothetische Entwicklungszentrum der Gattung eingeschlossen (Fig. 5) und die Anwesenheit dieser Arten kann daher im bezüglichen Gebiet (oder in dessen Teil) mehr als vorausgesetzt

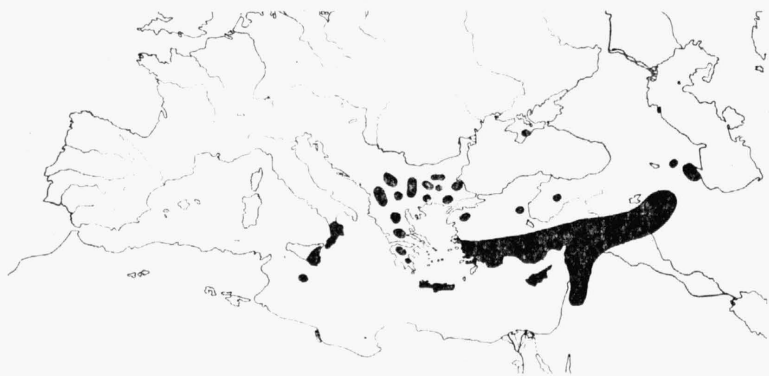


Fig. 3. — *Ch. grandiflora*.

werden. Bei der Art *Ch. campestris* bezeugt eine solche Erwägung die Anwesenheit der ihr zweifellos verwandtesten Art *Ch. dolopia* (Fig. 7). *Ch. campestris* selbst ist im angegebenen Raum von ihrem ganzen, heute sehr ausgedehnten Verbreitungsgebiet ungefähr am veränderlichsten, was auch in einer Reihe von Fällen durch deren Typen zum Ausdruck gekommen ist. Solche Typen wurden nicht selten auch als selbständige Arten beschrieben, wie z.B. *Trifolium erythranthum* (GRISEB.) HÁLACSY, *T. thionanthum* HAUSSKN., *T. glaucescens* HAUSSKN., *T. lagrangei* BOISS. u.a. (HENDRYCH 1976 : 221—223), eventuell wurden sie als Taxa von infraspezifischem Wert beschrieben. Schliesslich ist auch die weitere, der *Ch. campestris* nahestehende Art *Ch. patens* (wenn sie auch im Vergleich mit *Ch. dolopia* entfernter ist) dort mit *Ch. campestris* auch deutlich sympatrisch.

Analog hat *Ch. aurea* im erwähnten Mittelteil der Balkanhalbinsel ihre nächstverwandte Art, *Ch. velenovskyi*, und unweit von dort aus eine weitere verwandte Art, *Ch. barbulata* (Fig. 6).

Nur *Ch. dubia* weist keine ähnliche deutliche Auffälligkeit der Arealbeziehungen auf, nur die mit ihr verwandteste Art *Ch. micrantha* (Fig. 9) ist mit ihr im bezüglichen Raum auch sympatrisch.

Vergleicht man das angedeutete Gebiet der vorausgesetzten Indigenität von *Ch. campestris*, *Ch. aurea* und *Ch. dubia* mit der Abbildung des Vordringens von Landwirtschaft (Fig. 10/1—3), dann wird ersichtlich, dass seine älteste Phase in Europa (4900 bis 6200 Jahre v.u.Z.) sich mit ihr teilweise überdeckt (CLARK 1965 : 47, QUITTA 1971 : 46 et 47). Der Weg des Vordringens von Landwirtschaft von Südosten nach Europa im Neolithikum führte deutlich durch das Gebiet, in dem wir Gründe haben, das ursprünglich autochthone Vorkommen der uns interessierenden Arten vorauszusetzen. In diesem Zusammenhang ist erwähnenswert, dass *Ch. campestris* (Blüte) gemeinsam mit einer grösseren Anzahl von Unkraut- oder Ruderalpflanzen

in den Schichten aus der Spätbronzezeit in Miniis Bay in Kent (England), festgestellt wurde (CONOLLY 1941, sec. GODWIN 1956 : 108, cf. pag. 336). Andere oder bessere Beweise für die entworfene Hypothese stehen einstweilen nicht zur Verfügung und ihre oben erörterten Unterlagen decken sich dabei ergänzen einander.

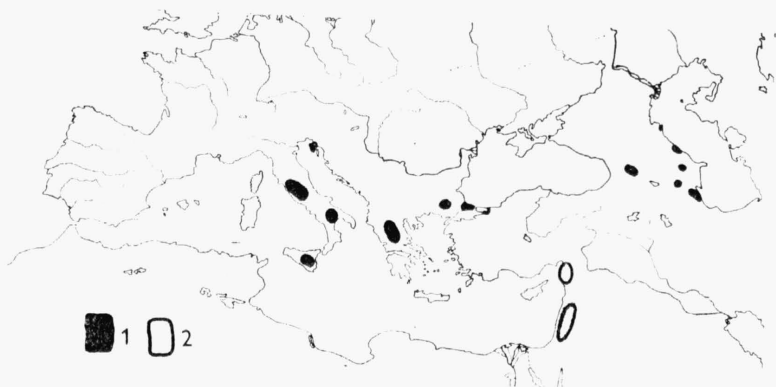


Fig. 4. — Areale der Arten *Ch. sebastiani* (1) und *Ch. erubescens* (2). (In der Nähe der südlichen Areale der letzteren Art befinden sich die Stenoareale von *Ch. stenophylla* und *Ch. billardieri*).

Die Samenverbreitung bei den Arten der Gattung *Chrysaspis* und demnach auch bei jenen Arten, die uns in diesen Zusammenhang am meisten interessieren, erfolgte und erfolgt auf verschiedene Weise. Die zur Fruchtzeit ausdauernde Krone fördert offensichtlich die Anemochorie, worauf schon z.B. KERNER (1891 : 427, 791, cf. BUCHWALD 1895 : 539—540), später RIDLEY (1930 : 28) und neuerdings ZOHARY (1972 : 510) aufmerksam machten. LEVINA (1957 : 264) bezeichnet jedoch *Ch. aurea* (und dadurch eigentlich alle Arten der Gattung) als hemianemochore!) Pflanze. Die ausdauernde Krone und der Kelch können jedoch bei diesen Pflanzen (gemeinsam mit der Hülse) fakultativ auch der Hydrochorie dienen; darauf weisen zahlreiche Lokalitäten hin, die durch das Abschwemmen von höheren oder benachbarten Lagen bei der verwandten Art *Ch. spadicea* leicht erläutert werden können. Doch auch *Ch. dubia*, *Ch. campestris* und *Ch. aurea* kommen nicht selten an Standorten vor (Anschwemmungen, Ufer der Wasserläufe u.ä.), wo ihr Vorkommen durch Abschwemmen vermittelt werden kann. Auch das sekundäre Vorkommen der verwandten Art *Ch. patens* in Böhmen, das längs des Flusses Jizera ziemlich zusammenhängend verteilt ist, kann als durch Hydrochorie teilweise bedingt erklärt werden, ähnlich wie die Verbreitung längs der Flüsse Latorica und Laborec in der Ostslowakei (HENDRYCH 1966b : 139, DOSTÁL 1977).

Bei der synanthropen Verbreitung konnte keine der angeführten Verbreitungsweisen bei den uns interessierenden Arten offensichtlich die wesentliche Rolle spielen. Ich bin der Ansicht, dass sich die Verbreitung vorwiegend durch Kombination von einigen anderen Verbreitungsweisen vollzog. Die Samen konnten sich als Ballast durch Agestochorie (fakultativen Transport), eventuell durch Speirochorie als Beimischung zum Saatgut verschiedener Feldfrüchte (nicht nur des Getreides) verbreiten. Die wichtigste Rolle spielte jedoch wahrscheinlich die allmähliche Verbreitung durch

1) Mit diesem Ausdruck bezeichnet sie Pflanzen, deren Diasporen dem Flug unvollkommen angepasst sind, so dass sie von Luftströmen nur auf eine nicht allzu grosse, der Pflanzenhöhe proportionelle oder ein wenig grössere Entfernung transportiert werden können (LEVINA 1957 : 65, cf. RIDLEY 1930 : 28).

Endozoochorie, die die Haustiere (Rindvieh, Schafe, Ziegen, Pferde, Schweine und Gänse) vermittelten, als sie auf geerntete Felder oder Brachen bzw. auf Weiden oder Wiesen getrieben wurden. Zur Wirksamkeit derartiger Verbreitung konnte schon in frühen Landwirtschaftsphasen der zyklische Ackerbau beitragen, wie er in der archäologischen Literatur beschrieben ist.



Fig. 5. — Gesamtareal der steno- bis substenochoren Arten mit Einzeichnung des Gebietes des hypothetischen Entwicklungszentrums der Gattung *Chrysaspis*.

Die Nutztiere weideten ganze fruchtende Pflanzen ab und so gerieten die Samen oder die ganzen unverdauten, nicht aufspringenden Hüllen mit den Exkrementen an neue Orte. Eine solche Verbreitungsweise ist bei vielen Unkräutern festgestellt (cf. SALISBURY 1961 : 102—103), für *Ch. campestris* selbst wird sie bei RIDLEY (1930 : 361) angegeben. Es steht ausser Zweifel, dass in die Umgebung der entstehenden Herde des Vorkommens diese Pflanzen auch mittels weniger effektiver Verbreitungsweisen vordringen konnten. Schliesslich konnten auch kleinere Pflanzenfresser sowie Vögel zur Erhöhung der Frequenz des Vorkommens beitragen (cf. CHRISTIANSEN 1943 : 135). Auf solche Weise geraten diese Arten an entlegene Orte in Wäldern usw., wohin sie durch andere Transportarten nicht so leicht vordringen könnten. Sie drangen bald auf verschiedene Weise auch an halbusprüngliche Standorte (Kahlschläge, Waldränder, Lichtungen, Wiesen u.a.) von, was überall auch im Raum ihrer heutigen Areale offenbar wahrzunehmen ist. Besonders auffällig ist dies an den Arealgrenzen oder in deren Nähe, wie es für *Ch. campestris* und *Ch. dubia* aus der Belorussischen SSR von KOZLOVSKAJA et PARFENOV (1972 : 157, 159) oder für *Ch. aurea* aus der Komi-ASSR von TOLMAČEV et soc. (1962 : 233) bzw. aus dem nordöstlichen Teil (in Europa) der UdSSR (TOLMAČEV et soc. 1976 : 159) erwähnt wird.

Die ursprünglichen Standorte hatten *Ch. campestris* und *Ch. dubia* wohl in irgendwelchen lichten Wäldern (Eichen- bis Mischwäldern) oder in waldsteppenartigen Formationen in kollinen bis submontanen Lagen, wo das vom Mittelosten kommende landwirtschaftliche Volk ihre Felder anlegte

oder wo es seine Nutztiere weidete. Die Änderung des Biotops, wenn auch radikal, konnte die Durchsetzung dieser Arten sogar fördern, wobei ihre Einjährigkeit und eventuell auch die Verbreitungsweisen ihrer Diasporen behilflich waren.

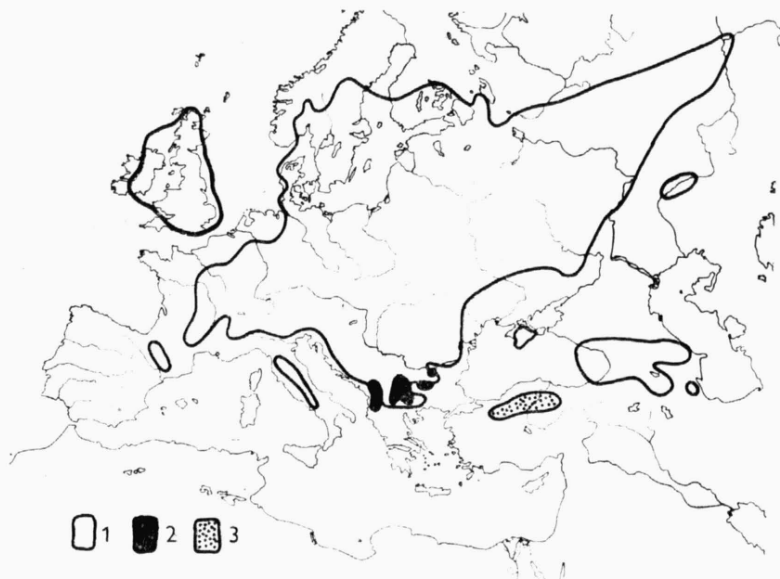


Fig. 6. — Areale der Arten *Ch. aurea* (1), *Ch. velenovskyi* (2) und *Ch. barbulata* (3).

Analog stand die Sache offensichtlich auch bei *Ch. aurea*, die jedoch in einen derartigen Synanthropisationsprozess etwas später eintrat; über diese Art kann man in Anbetracht ihrer Ansprüche (diese spiegeln sich auch im Charakter ihres heutigen Areals wider) schliessen, dass sie ihre primären Standorte in höheren Lagen hatte. Dies waren montane Lagen (Misch- bis Buchenwälderstufe), wohin die Eingriffe des Menschen erst später vordrangen. Man kann voraussetzen, dass *Ch. aurea* in tiefere Lagen mit Rindvieh, Schafen u. ä. zuerst geriet, die in höheren Lagen weideten und am Ende der Sommersaison in tiefere Lagen nach und nach herabgetrieben wurden, was die allmähliche Einschleppung der Art auf tiefer liegende Felder durch Endozoochorie leicht ermöglichen konnte. Aus den Feldern und Brachen tieferer Lagen geriet dann *Ch. aurea* weiter, gelegentlich als Ballast, wobei sich ihr sekundäres Areal in Übereinstimmung mit ihren breiteren Ansprüchen erweiterte. So geriet sie dauernd auch in ihre Gebirgsarealen in den Pyrenäen, Apenninen, auf der Krim und im Kaukasus, die vom kontinuierlicheren sekundären Hauptverbreitungsgebiet abgetrennt sind. Im Disjunktionsraum liess sie sich jedoch dauernd nicht nieder; dieser musste für sie nicht ganz unüberschreitbar sein, doch ermöglichte er ihr nicht einen dauernden Aufenthalt.



Fig. 7. — Verbreitung von *Ch. campestris* (schraffiert) und *Ch. dolopia* (schwarz); die Pfeile bezeichnen das Vorkommen auf den Azoren, Kanarischen Inseln, in Zentralasien und Ostafrika.

Obwohl sich diese Arten ursprünglich als Segetalunkräuter in Migrationsbewegung setzten, zogen sie zweifellos bald auch an andere und anders anthropogen direkt oder indirekt bedingte Standorte, wie Halbschutt- bis Schuttplätze, Wegränder, Waldlichtungen und -ränder usw., ein. Dabei drangen sie auch in Wiesen- und Weidebestände vor, je nachdem diese durch menschliche Tätigkeit entstanden. Eine derartige anthropogen bedingte Arealerweiterung stellte nicht und stellt bei weitem nicht einen vereinzelt Fall dar. Dies betrifft z. B. auch *Poa bulbosa* (SUKOPP et SCHOLZ 1968), von auffallender Fällen können die Arten *Euphorbia cyparissias*, *E. exigua*, *Urtica urens*, *Trifolium arvense*, *Medicago lupulina*, *Spergula arvensis* u. a. erwähnt werden. In der Flora Europas bzw. in deren grösstem Teil sind diese Arten fremd, durch direkte oder indirekte Tätigkeit des Menschen schon seit alters her eingeschleppt. Die zwei letztgenannten Arten hatten jedoch auch in anderer Hinsicht ähnliche Schicksale wie *Ch. campestris*, *Ch. dubia* und *Ch. aurea* (s. pag. 124).

Auf die Möglichkeit derartiger Erläuterung des Ursprunges vom vorwiegenden Teil der heutigen Areale von *Ch. aurea*, *Ch. campestris* und *Ch. dubia* mag auch die Einjährigkeit dieser Pflanzen hinweisen, wobei in den Gebieten mit milderem Winter die fakultative Überwinterungsfähigkeit zweifellos vorteilhaft war und ist. Diese wird in solchen Gebieten, wo ausserdem die Winterperiode kürzer ist, auch durch den Umstand ergänzt, dass mindestens die zwei letzteren Arten dort die Vollendung auch von zwei Zyklen des Blühens und der Samenproduktion erzielen können.

Beweise für unsere Erwägung kann man im Verhalten dieser Arten an den Grenzen ihrer heutigen Verbreitung auch finden, vor allem im Norden, aber

auch an Rändern ihrer vertikalen Verbreitung in verschiedenen Gebirgs-
 gegenden z.B. in Mitteleuropa. Sie bevorzugen fort noch deutlicher offene
 Plätze, wo sich junge Pflanzen leicht durchsetzen können, so dass sie in
 initialen, instabilen Gesellschaften oder dort, wo die Stabilität herabgesetzt
 und durch mannigfaltige anthropogene Einflüsse gestört ist, zu finden sind.
 Ein weiterer Vorteil dieser Arten besteht darin, dass sie mässig feuchte bis
 mässig trockene Standorte gut ertragen und dass sie keine eng ausgeprägten
 Ansprüche an die Bodenreaktion bzw. auch Bodenstruktur besitzen.



Fig. 8. — Kartogramm-Schema der Verbreitung von *Ch. dubia*; durch Pfeile ist das Vorkommen auf den Azoren und Kanarischen Inseln bezeichnet.

In der zugänglichen Literatur habe ich jedoch fast keine deutlich ausgesprochenen Zweifel über die Sekundarität des grossen Teils von Arealen der angeführten Arten gefunden (cf. MEUSEL et soc. 1965 : Text 543). Eine festgestellte Ausnahme stellt ungefähr die Bemerkung bei CHRISTIANSEN (1943 : 134) dar, der über *Ch. aurea* schreibt: „... kann man heute ihr Areal schwer feststellen“, wodurch er vielleicht das ursprüngliche Areal meint. Eine ähnliche Ausnahme können wir noch bei HÖCK (1900 : 111) finden, welcher die Arten *Ch. campestris* und *Ch. dubia* unter die Ackerunkräuter einreicht, die mutmasslich aus dem mittelländischen Pflanzenreich nach Deutschland gelangten und dann unter die Arten, die mutmasslich erst (!) in der Neuzeit Deutschland erreichten (cf. HÖCK 1896 : 70 et 83). Ich selbst sprach die Vermutung über die Sekundarität der Areale dieser drei Arten schon früher aus (HENDRYCH 1966b : 144, 1975 : 35). Sonst begegnet man den Ansichten über die Sekundarität des Vorkommens dieser Arten im Falle

der Lokalitäten, die nicht zu weit von den heutigen — vor allem nördlichen und östlichen — Grenzen ihrer Verbreitung liegen.

Der offensichtliche, bis jetzt andauernde Prozess des Vordringens dieser Arten ist an den heutigen Nord- und Osträndern deren Areale erkennbar. Sowohl in Wort als auch in Abbildung ist dies von MEUSEL et soc. (1965 : Text 543, Tab. 235) oder nur in Wort z. B. von BOBROV (1947 : 245—246) wiedergegeben, einschliesslich des Vordringens (z. B. von *Ch. campestris*) nach Zentralasien, wo das Vorkommen meiner Ansicht nach von offenkundig neophytischem Charakter ist.



Fig. 9. — Schematisches Kartogramm des Areals von *Ch. micrantha*.

So z. B. im Gebiet von Leningrad erscheint *Ch. campestris* mit Sicherheit erst in J. 1919 und 1920 als eingeschleppte Art (ŠIŠKIN 1961 : 89). BOBROV (1947 : 246) gibt an, dass dieselbe Art als eingeschleppt ostwärts in der Umgebung des Flusses Oka in den Rayon von Melenkov vordringt. Er vertritt dieselbe Ansicht auch hinsichtlich des Vorkommens im Gebiet von Moskau und in der Baschkirischen ASSR, obwohl er sonst implizit die Meinung äussert, dass die Verbreitung von *Ch. campestris* nicht nur im europäischen Teil der UdSSR, sondern auch in Zentralasien ursprünglich (natürlich) ist.

Einen Beleg des merkwürdigen Verbreitungsvermögens von *Ch. campestris*, *Ch. dubia* und *Ch. aurea* durch anthropogene Einflüsse, der überdies für die Erklärung der Genese ihrer Verbreitung in Europa wichtig ist, bringen die Fakta über dieselbe Verbreitungsweise dieser Arten in die Übersee. Durch Menschen wurde *Ch. campestris* schon seit langem nach Sudan, aber auch auf die Azoren und Kanarischen Inseln eingeschleppt. Ähnlich wurde auf die Kanarischen Inseln auch *Ch. dubia* eingeschleppt. Neueren Datums, etwa vom Ende dem 18. und Anfang des 19. Jahrhunderts (und allerdings auch aus jüngerer Zeit) ist das Vorkommen in mehr entfernten Gebieten. Aus der Kapprovinz wird *Ch. dubia* schon von THUNBERG (1823 : 610) und *Ch. campestris* von ECKLON et ZEYHER (1834, sec. HARVEY et SONDER 1862 : 161) angegeben. Nach und

nach setzen sich *Ch. dubia*, *Ch. campestris* und *Ch. aurea* auch in Nordamerika an, wo sie zuerst nur diffus, binnen einer kurzen Zeit jedoch örtlich auch häufig vertreten waren (cf. BRITTON et BROWN 1913 : 354, HITCHCOCK et al. 1961 : 357, 360, 369, GLEASON 1963 : 402—403). Heute reichen *Ch. dubia* und *Ch. campestris* südwärts bis nach Texas (CORRELL et JOHNSTON 1970 : 807 bis 808) an Standorte von demselben Charakter wie in Europa. *Ch. campestris* als schon eingebürgert kennt GRISEBACH (1864 : 181) aus Jamaika. Ebenso als eingebürgert, u.zw. schon seit 1864, werden *Ch. campestris* und *Ch. dubia* aus Australien, aus dem Staat Victoria, von EWART (1930 : 649) erinnert. Dasselbe gilt auch für den Staat South Australia schon i.J. 1879 (SCHOMBURGH 1879 : 11). In Ostjava erscheinen *Ch. campestris* und *Ch. dubia* zweifellos wesentlich später und kommen dort nur vereinzelt in Lagen von 1800—2600 m ü.d.M. (BACKER et BACKHUIZEN 1963 : 588) vor. Auf Neuseeland war *Ch. dubia* schon vor dem J. 1880 eingebürgert (THOMSON

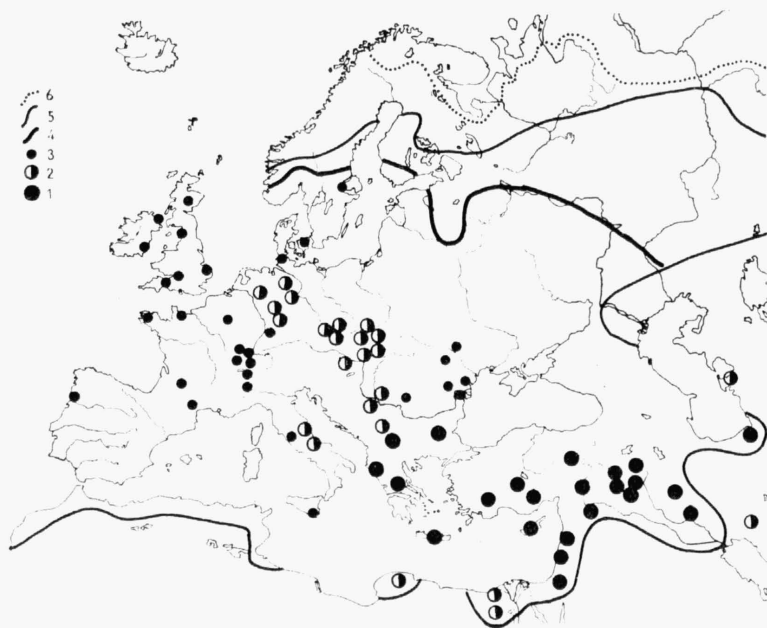


Fig. 10. — Ermittelte Lokalitäten landwirtschaftlicher Tätigkeit aus der Zeit von (1) 5 200 bis 8 650 Jahren v. u. Z., (2) 4 000—5 200 J. v. u. Z., (3) 2 800—4 000 J. v. u. Z. (nach CLARK 1965 : 47). — 4 — Nördliche Grenze der landwirtschaftlichen Kulturen in der Zeit von etwa 1 500 J. v. u. Z. (nach CLARK 1969 : 172) — 5 — Grenze der grossflächigen Landwirtschaft in der Gegenwart (nach GERASIMOV et soc. 1964 : Karte Nr. 64.). — 6 — Nördliche Grenze der kleinflächigen Landwirtschaft in der Gegenwart (nach verschiedenen Autoren).

1880 : 282, cf. COCKAYNE 1921 : 152, 282, 288, HEALEY 1967); i.J. 1903 wurde sie auf die Norfolk-Insel eingeschleppt (MAIDAN 1904 : 740). Auf den Falklandinseln wurden *Ch. dubia* und *Ch. campestris* i.J. 1904 festgestellt (BIRGER 1906 : 278). Als neue Art für die Sandwich-Inseln und dadurch für die gesamten Hawaii-Inseln wird zuerst nur *Ch. campestris* angegeben (LÉVEILLÉ 1913 : 56), doch später dringt dorthin auch *Ch. dubia* vor (JOHN 1973 : 194). Die letztgenannte Art ist als neu für Argentinien erst i.J. 1928 bekannt (BURKART 1928 : 271, 1937 : 66). Kurz danach, i.J. 1933, erscheint dort *Ch. campestris* (BURKART 1937 : 65, 1955 : 134). Aus Chile ist aber *Ch. dubia*, ebenso wie *Ch. campestris*, schon vor Ende des vorigen Jahrhunderts bekannt, wenn auch nur vereinzelt (REICHE 1898 : 67).

Nach den Osten der UdSSR wurde *Ch. campestris* erst kurz vor dem J. 1930 eingeschleppt (ŠIŠKIN 1936 : 72), aber 30 Jahre später wird sie dort schon als fast häufig angegeben (VOROŠILOV 1966 : 272, TOLMAČEV et soc. 1966 : 238). *Ch. dubia* wurde als neue Art für Japan schon i.J. 1892 vermerkt (BOISSIEU 1898 : 661). Soweit die Beispiele.

In einigen Fällen kam es nicht nur durch Zufall zur Einschleppung von *Ch. aurea*, *Ch. campestris* und *Ch. dubia* in die Übersee. Manchmal wurden sie dorthin auch durch direkten Anbau eingeschleppt. So z. B. wird *Ch. dubia* in Kanada und in den USA mancherorts bis heute angebaut (ARCHER et BUNCH 1953 : 296). Schon SUCKOW (1777 : 315) gibt an, dass *Ch. aurea* in England (?)² und in Deutschland angebaut wurde. Wie dieser Autor weiter mitteilt, wurde *Ch. aurea* ins Getreide zugesät und nach der Ernte als Grünfutter gemäht oder auch als Heu getrocknet. Derselbe Autor schreibt auch über den Anbau von *Ch. campestris* und *Ch. dubia* in England, Deutschland sowie in anderen Ländern (cf. WHISTLING 1805 : 229). In manche Gebiete Nordamerikas konnte *Ch. dubia* ebenso als wahrscheinlich absichtlich angebaut geraten, insbesondere durch irische Einwanderer da sich diese Pflanze in Irland schon seit langem eines grossen Interesses erfreut hatte (EVERETT 1971). Die angeführten Anbauweisen dieser Arten — zuerst durch Zusäen ins Getreide, dann auch durch Aussaat in selbständigen Kulturen — sind keinesfalls ungewöhnlich. Auf ähnliche, ja sogar dieselbe Art und Weise sind z. B. *Medicago lupulina* oder *Spergula arvensis* als Futterpflanzen zur Geltung gekommen, die übrigens mit unseren Arten auch eine ähnliche Migrationsgeschichte gemeinsam haben (s. pag. 124).

Es ist nicht ausgeschlossen, dass sich die Arealerweiterung von *Ch. aurea*, *Ch. campestris* und *Ch. dubia* schon in uralten Zeiten ausser als segetales Unkraut auch beim Anlegen von Weiden und Wiesen vollziehen konnte. Die Standortsbedingungen dieser künstlichen Formationen waren für die obigen Arten nicht nur günstig, sondern auch konkurrenzmässig vorteilhaft. Zu deren Migration und Durchsetzung an solchen Orten trug wohl hie und da die altertümliche Bewirtschaftungsweise der Wiesen bei, wie sie bei CHOROŠAJLOV (1952 : 9) erwähnt wird. Dieser Autor gibt an, dass schon in alten Zeiten der Zustand der Wiesenbestände durch Verstreuung von Heustaub verbessert wurde, wodurch in die neuen Bestände auch Samen vieler Arten kamen, die dort entweder nicht gewachsen oder nur schwächer vertreten waren, u. a. auch die Samen der Kleeartigen. Mit Heu können sich auch auf andere Weise viele Pflanzen verbreiten, sogar auch ökologisch komplizierte Arten, wie es am Beispiel von *Thesium alpinum* MLADÝ (1958 : 21, cf. HENDRYCH 1966a : 115) nachgewiesen hat.

Schliesslich kann man in der Gegenwart eine durch menschliche Tätigkeit indirekt bedingte Migrationsbewegung von *Ch. patens* auf dem Gebiet der Tschechoslowakei und Polens beobachten (HENDRYCH 1966b : 144, 1974 : 24—26). Es geht um eine Migration, die in mehrerer Hinsicht an jene erinnert, die im Falle von *Ch. aurea*, *Ch. campestris* und *Ch. dubia* in einem grossen Teil Europas einst in sehr alter Zeit zu verlaufen begann und in vielen, insbesondere aussereuropäischen Gebieten bisher verläuft. Die übrigen Arten der Gattung *Chrysaspis* kommen sekundär in grösseren Entfernungen von ihrem Areal nur vereinzelt vor. Dies betrifft *Ch. micrantha* (MEUSEL et soc. 1965 : Text 369) und *Ch. spadicea* (HENDRYCH 1975 : 16, BURKART 1955 : 136).

² MEUSEL et al. (1965 : Text 543) geben jedoch diese Art aus England erst für das Jahr 1815 an!

Generis *Chrysaspis* conspectus brevisSectio *Badiae* (BOBROV) HENDRYCH, comb. nova

Syn.: *Trifolium* L. subgen. *Trifoliarum* SER. in DC. sect. *Chronosemium* SER. in DC. ser. *Badia* BOBROV (1947) in Acta Inst. Nom. Komarov. Acad. Sc. URSS, ser. 1, 6 : 239 (in ling. ross.); *Trifolium* L. sect. *Chronosemium* SER. in DC. grex (C) *Scutulata* GIBELLI et BELLI (1889) in Malpighia 3 : 48, ex maj. p. (nom. nud.).

Capitulis multifloris hemisphaericis vel usque subcylindricis, congestis, subterminalibus, plerumque solitariis vel binis, floribus parvis usque mediocribus, aureis aut rubro- vel lilacino-luteis, siccis usque subnigrescentibus, vexillo scutiformi, in dorso conspicue carinati, ungue nullo, legumine breviuscule pediculato, stylodio legumine triplo brevior.

Plantae graduum montanorum alpestriumque (in zona boreali item in planitiis demissis) imprimis Europae dimidia australis, Asiae Minoris et ad orientem versus usque ad montes Elburs, sed item ad Europam borealem (ad zonae tundrae marginem finite) longe lateque attinentes (MEUSEL et soc. 1965 : Tab. 236, HENDRYCH 1965 : 75, 1975 : 13).

Species: *Ch. badia* (SCHREBER in STURM) GREENE (typus sectionis) et *Ch. epadicea* (L.) GREENE.

Sectio *Sintenisiae* HENDRYCH, sect. nova

Capitulis oligofloris, obovatis, potius laxis, subterminalibus et paene lateralibus, floribus magnis, rubidis aut lilaceis, fructificatione fuscatis, corolla in parte inferiore connata, vexillo oblongo ovato, conduplicato, ungue nullo, pediculo legumine usque triplo, stylodio legumine duplo longiore.

Planta altitudinum subalpinarum Anatoliae boreo-orientalis (usque ad Adhariam) endemica (fig. 1/4).

Species: *Ch. sintenisii* (FREYN) HENDRYCH.

Sectio *Speciosae* (BOBROV) HENDRYCH, comb. nova

Syn.: *Trifolium* L. ... ser. *Speciosa* BOBROV (1947) op. c. 243.

Capitulis paene polyanthis hemisphaericis vel subglobosis, sublaxis, subterminalibus lateralibusque, tantum non numerosis, floribus mediocribus, rosaceis, violaceis aut luteis, post anthesim brunnescentibus sive violaceo usque aurantiaco brunneis, vexillo flabellulate fere orbiculato, basi in unguem carinatum constricto, pediculo stylodioque legumine aequilongis.

Plantae altitudinum montanarum imprimis, in regione a Sicilia Italiaque per peninsulam Balcanicam ad Persiam septentrio-occidentalem et in insulas Creta Cyprosque distributae (fig. 1/1—3, 2, 3).

Species: *Ch. grandiflora* (SCHREBER) HENDRYCH (typus sectionis), *Ch. boissieri* (GUSS. ap. SOYER-WILLEMET et GODRON) HENDRYCH, *Ch. aurantiaca* (BOISS. et SPRUNER in BOISS.) HENDRYCH, *Ch. mesogitana* (BOISS.) HENDRYCH et *Ch. brutia* (TEN.) HENDRYCH.

Sectio *Stenophyllae* HENDRYCH, sect. nova

Capitulis multifloris, ovatis, non congestis, plerumque lateralibus, floribus magnis, roseis, siccis albide porphyreis, vexillo obovato, in parte inferiore paulo carinato, pediculo stylodioque legumine aequilongis.

Planta planitiae demissae zonae litoralis imprimis Palaestinae endemica.

Species: *Ch. stenophylla* (BOISS.) HENDRYCH.

Sectio *Chrysaspis*

Capitulis multi- vel paucifloris, congestis vel usque laxis, praesertim lateralibus numerosisque, floribus mediocribus usque parvulis, luteis, fructificatione plus minusve fuscescentibus, vexillo cochleato, orbiculare sive obovato seu cymbiformi, pediculo vel item stylodio legumine plerumque subaequilongis.

In hac sectione series sequentes distinguuntur:

Series *Agrariae* (BOBROV) HENDRYCH, comb. nova

Syn.: *Trifolium* L. ... ser. *Agraria* BOBROV (1947) op. c. 244; *Trifolium* L. ... grex *Agraria* GIBELLI et BELLI (1889) op. c. 13, ex par. min. (nom. nud.).

Capitulis potius multifloris, orbicularibus, ovalibus vel hemisphaericis, congestis, floribus mediocribus, plerumque aureoluteis, demum usque fuscis, vexillo cochleato, post anthesim sulcato rugosoque, ungue conspicuo, pediculo legumine plus minusve aequilongo, stylodio legumine brevior.

Plantae altitudinum montanarum, sed saepe usque planarium, Europae austro-orientalis imprimis, partim item Asiae Minoris; species duae (*Ch. aurea* et *Ch. campestris*) per Europam subtotam et in finitimis eius nec non in regionibus transmarinis anthropice valde distributae (fig. 6, 7; MEUSEL et soc. 1965 : Tab. 235, HENDRYCH 1966 : 143).

Species: *Ch. aurea* (POLLICH) GREENE (typus seriei), *Ch. velenovskyi* (VANDAS) HENDRYCH, *Ch. barbulata* (FREYN et SINT. in FREYN) HENDRYCH, *Ch. campestris* (SCHREBER in STURM) DESV., *Ch. dolopia* (HELDRE. et HAUSSKN. ap. GIBELLI et BELLI) HENDRYCH et *Ch. patens* (SCHREBER in STURM) HOLUB.³⁾

Series *Billardieriae* HENDRYCH, ser. nova

Capitulis multifloris cylindraceis, congestis, subterminalibus et rite lateralibus, non numerosis, floribus mediocribus, pallide carneis, demum saturate fuscis et squamate imbricatis, vexillo orbiculari, unguo conspicuo, pediculo legumine aequilongo, stylodio legumine brevior.

Planta in zona litorali planitiae demissae regionis Libani Palaestinaeque endemica.

Species: *Ch. billardieri* (SPRENGEL) HENDRYCH.

Series *Sebastianiae* (BOBROV) HENDRYCH, comb. nova

Syn.: *Trifolium* L. ... ser. *Sebastiana* BOBROV (1947) op. c. 246.

Capitulis potius tantum paucifloris, orbicularibus vel usque hemisphaericis, potius sublaxis, lateralibus subnumerosisque, floribus parvis, lucide luteis usque rosaceis, fructificatione brunneis aut porphyraceo-brunnescentibus, vexillo late obovato, laevi, conduplicato carinotoque, basi non constricto, pediculo legumine aequilongo, stylodio legumine brevior.

Plantae in altitudinibus mediis montium, sive locis submontanis a Sicilia et Italia australi per peninsulam Balcanicam ad Caucasum, Transcaucasiam Talychiamque, praeterea in Libano Palaestinaeque valde disjunctim distributae (fig. 4).

Species: *Ch. sebastiani* (SAVI) HENDRYCH (typus seriei) et *Ch. erubescens* (FENZL) HENDRYCH.

Series *Chrysaspis*

Syn.: *Trifolium* L. ... ser. *Filiformia* (GIBELLI et BELLI) BOBROV (1947) op. c. 247; *Trifolium* L. ... grex *Filiformia* GIBELLI et BELLI (1889) op. c. 13 vel grex *Cymbiformia* GIBELLI et BELLI (1889) op. c. 37 (nom. nud.).

³⁾ Confer: HOLUB (1976 : 83), editum 6. 5. 1976 et HENDRYCH (1976 : 220), editum 24. 8. 1976.

Capitulis usque paucifloris, globosis vel umbelliformibus, laxis, lateralibus numerosisque, floribus parvis vel parvulis, plus minusve lucide luteis, demum fulvis, vexillo cymbiformi, fere laevi, non sulcato, conduplicato carinosoque, basi in unguem non constricto, pediculo styldioque legumine brevioribus.

Plantae graduum planarum vel submontanarum praecipue Europae australis et juxta oceanum Atlantici litoralis; praeterea species una (*Ch. dubia*) per Europam subtotam et in finitimis eius nec non in regionibus transmarinis anthropice late longeque adventiva (fig. 8, 9).

Species: *Ch. dubia* (SIBTH.) DESV. (typus seriei sectionisque) et *Ch. micrantha* (VIV.) HENDRYCH.

Ad specierum determinationem clavis analytica

- 1 Flores magni, 10—13 mm longi 2
Flores parvi vel mediocribus, 2—9 mm longi 3
- 2 (1) Folium medium sessile; legumen conspicue longe pediculatum *Ch. sintenisii*
Folium medium conspicue petiolulatum; legumen breviter pediculatum *Ch. stenophylla*
- 3 (1) Folium medium sessile 4
Folium medium conspicue usque longe petiolulatum 12
- 4 (3) Corollae florendi tempore roseae vel lilacinae *Ch. erubescens*
Corollae f. t. umbrarum coloris lutei vel raro paene aurantiacae 5
- 5 (4) Vexillum cymbiforme, conduplicatum; capitulae paucae, 2—10-florae, laxae
..... *Ch. micrantha*
Vexillum scutiforme, cochleatum vel fere orbiculatum; capitulae abundantes, 20—80-florae, plus minusve densae 6
- 6 (5) Folia suprema conferta, fere opposita; capitulae pseudoterminales, solitariae vel binae (raro usque quaternae) 7
Folia omnia remota, distincte alternata; capitulae laterales, plerumque numerosae 8
- 7 (6) Plantae annuae; corollae 5—6 mm longae, post anthesim atrofuscae; capitulae fructificationis tempore plus minusve breviter cylindraceae *Ch. spadicea*
Plantae perennes; corollae 7—9 mm longae, post anthesim nigro-brunneae; capitulae fructificationis tempore fere globosae *Ch. badia*
- 8 (6) Stipulae foliorum superiorum lanceolate-ovatae, basi angustatae 9
Stipulae foliorum superiorum subcordato-ovatae, basi fere auriculatae 10
- 9 (8) Dentes calycis glabri *Ch. aurea*
Dentes calycis ciliati *Ch. barbulatora*
- 10 (8) Foliola oblongo-ovata vel rhombea, circa in medio latissima *Ch. velenovskyi*
Foliola obovato-cuneiformia vel anguste elliptice obovata, supra medium latissima 11
- 11 (10) Caules 20—50 cm longi; foliola usque 18 mm longa, oblonge elliptice obovata; corollae 5—7 mm longae *Ch. patens*
Caules 5—20 cm alti; foliola 8—10 mm longa, obovate cuneata; corollae 7—8 mm longae *Ch. brutia*
- 12 (3) Corollae florendi tempore aurantiacae vel violaceae 13
Corollae f. t. umbrarum coloris lutei 14
- 13 (12) Corollae f. t. aurantiacae *Ch. aurantiaca*
Corollae f. t. violaceae *Ch. grandiflora*
- 14 (12) Inflorescentiae fructificationis tempore longe cylindraceae; calyces pilosi *Ch. billardieri*
Inflorescentiae f. t. globosae vel hemisphaericae; calyces glabri 15
- 15 (14) Vexillum cymbiforme, non sulcatum *Ch. dubia*
Vexillum scutatum, cochleatum, obovatum, plus minusve sulcatum 16
- 16 (15) Vexillum obovatum, conduplicatum *Ch. sebastiani*
Vexillum scutatum, fere orbiculatum vel cochleatum, non conduplicatum 17
- 17 (16) Corollae 3—6 mm longae; styloidium legumine 3—6-plo brevius *Ch. campestris*
Corollae 6—10 mm longae; styloidium legumine fere aequilongum vel brevior 18
- 18 (17) Petiolus lamina folii brevior vel aequilongus; pedunculus floriferus 1—2 mm longus, tubo calycis brevior *Ch. boissieri*
Petiolus lamina folii longior; pedunculi minime florum inferiorum tubo calycis longiores vel aequilongi 19
- 19 (18) Pedunculi florum inferiorum tubo calycis aequilongi, florum aliorum paene longiores *Ch. dolopia*
Pedunculi florum omnium tubo calycis multo breviores 20
- 20 (19) Corollae 5—7 mm longae; caules 20—50 cm longi *Ch. patens*
Corollae 7—9 mm longae; caules 5—20 cm longi *Ch. mesogitana*

Centrem vzniku rodu *Chrysaspis* DESV. (= *Trifolium* L. sect. *Chronosemium* SER. in DC.) se zdá být prostor od jižní Itálie na východ přes jižní polovinu Balkánského poloostrova po východní Anatolii. Vývojové je rodem poměrně mladým, pocházejícím snad ze svrchního miocénu. Převážná část jeho druhů se zřejmě vyvinula v horách a před nástupem pleistocénu většinou asi příliš daleko od hypotetického vývojového centra tyto druhy nepronikly. Výraznější přirozená migrace proběhla snad v mezidobích interglaciálů až glaciálů směrem severozápadním, severním až severovýchodním (*Ch. badia* a *Ch. spadicea*) a jižním (*Ch. boissieri*, *Ch. grandiflora*, *Ch. erubescens*, *Ch. billardieri* a *Ch. stenophylla*). V raných fázích postglaciálu doznaly další migrační pohyby *Ch. badia* a zvláště *Ch. spadicea*, která ostatně má z celé druhové náplně rodu nejrozsáhlejší přirozený areál. Poslední přirozenou výraznější migraci uskutečnily *Ch. micrantha* a *Ch. patens*. Antropicky podmíněné a různě zprostředkované bylo šíření druhů *Ch. aurea*, *Ch. campestris* a *Ch. dubia*, které postupně široce a daleko pronikly ze svých indigenních, dnes přesněji nelokalizovatelných (jižní polovina Balkánu) a původně zřejmě malých areálů jako archeofytní plevele. Období tohoto jejich šíření spadá asi již do neolitu, kdy přes jejich autochtonní areály pronikalo zemědělství do velké části Evropy. Během synantropní migrace se uvedené druhy uplatňovaly nejen jako plevele na polích a ruderalních místech vůbec, ale pronikaly i na pastviny, popř. i na polopřirozená, méně a nepřímě člověkem ovlivněná stanoviště. Tento jejich postup v submoderní i v současné době, zvláště mimo Evropu, dosud trvá a zasahuje daleko do zámorí téměř celého světa.

Doplňkem pojednání je návrh konspektu rodu *Chrysaspis* a klíč k určování jeho druhů.

LITERATUR

- ARCHER S. G. et C. E. BUNCH (1953): The American Grass Book. — Oklahoma.
 BACKER C. A. et R. C. BAKHUIZEN (1963): Flora of Java. Vol. 1. — Groningen.
 BIRGER S. (1906): Die Vegetation bei Port Stanley auf den Falklandinseln. — Engler Bot. Jahrb., Leipzig, 39 : 275—305.
 BOBROV E. G. (1947): Vidy klevorov SSSR. — Acta Inst. Botan. Acad. URSS, Leningrad, ser. 1, 6 : 164—344.
 — (1967): Ob objeme roda *Trifolium* s. 1. — Bot. Žurnal, Moskva et Leningrad, 52 : 1593—1599.
 BOISSIEU H. (1898): Les Légumineuses du Japon. — Bull. Herb. Boiss., Genève, 6 : 660—680.
 BRITTON N. et A. BROWN (1913): An illustrated flora of the Northern United States, Canada etc. Vol. 2. — New York.
 BRONN H. G. (1822): De formis plantarum leguminosarum ... — Heidelberg.
 BUCHWALD J. (1895): Die Verbreitungsmittel der Leguminosen des tropischen Afrika. — Engler Bot. Jahrb., Leipzig, 19 : 494—561.
 BURKART A. (1928): Notas sobre Leguminosas platenses. — Physis, Buenos Aires, 9 : 267—274.
 — (1937): Nota florística sobre algunas Leguminosas — Trifoliceas introducidas ... — Darwiniana, Buenos Aires, 3 : 59—66.
 — (1955): Especies de *Trifolium*, nuevas como adventicias. — Darwiniana, Buenos Aires, 11 : 133—138.
 CHOROŠAJLOV, N. G. (1952): Mestnye sorta krasnogo klevra. — Moskva et Leningrad.
 CHRISTIANSEN W. (1943): Leguminosae. In: KIRCHNER O. et al.: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Tom. 3/2. — Stuttgart.
 CLARK J. G. D. (1965): Radiocarbon dating and the spread of farming economy. — Antiquity, Cambridge, 39 : 45—48.
 — (1969): World prehistory. Ed. 2. — London. (Czech transl., Praha 1973).
 COCKAYNE L. (1921): The vegetation of the New Zealand. — Leipzig et New York.
 CORRELL D. S. et M. C. JOHNSTON (1970): Manual of the vascular plants of Texas. — Texas.
 DOSTÁL E. (1977): Další doplnění znalostí o výskytu *Trifolium patens* na východním Slovensku. — Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 12 : 61—64.
 ECKLON Ch. F. et K. ZEYHER (1834): Enumeratio plantarum Africae australis ... — Hamburg.
 EVERET T. H. (1971): Some facts and fallacies about the shamrock. — Gard. Journ. New York Bot. Garden, 21 : 24—26.
 EWART A. J. (1930): Flora of Victoria. — Melbourne.
 GERASIMOV I. P. et al. (1964): Fiziko-geografickij atlas mira. — Moskva.
 GLEASON H. A. (1963): Illustrated flora of the Northeastern United States and adjacent Canada, Vol. 2. — New York et London.
 GODWIN H. (1956): The history of the British flora. — Cambridge.
 GRISEBACH A. H. R. (1864): Flora of the British West-Indian Islands. — London.

- HARVEY W. H. et O. W. SONDER (1862): *Flora Capensis*. Vol. 2. — Dublin.
- HEALEY A. J. (1967): The identification of clovers in New Zealand. — Wellington.
- HENDRYCH R. (1965): Einige Bemerkungen über *Trifolium badium* L. — *Opera corcontica*, Vrchlabí, 2 : 71—87.
- (1966a): Systematic study on *Thesium alpinum*. — *Acta Univ. Carol., Biol., Praha*, 1966 : 107—138.
- (1966b): Remarks on the species *Trifolium patens*. — *Preslia*, Praha, 38 : 137—150.
- (1974): Ještě k *Trifolium patens* v Československu a Polsku. — *Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha*, 9 : 23—26.
- (1975): *Trifolium spadiceum* und sein Vorkommen in der Tschechoslowakei. — *Acta Univ. Carol., Biol., Praha*, 1975 : 11—37.
- (1976): Vorläufige Mitteilung zur Gattung *Chrysaspis* Desvaux (1818). — *Preslia*, Praha, 48 : 216—224.
- HITCHCOCK C. L. et al. (1961): *Vascular plants of the Pacific Northwest*. Tom. 3. — Seattle.
- HÖCK F. (1896): *Kräuter Norddeutschlands*. — *Engler Bot. Jahrb.*, Leipzig, 21 : 53—104.
- (1900): *Pflanzen der Kunstbestände Norddeutschlands*. — Stuttgart.
- HOLUB J. (1976): New names in *Phanerogamae* 4. — *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, 11 : 75—85.
- JOHN H. S. (1973): List and summary of the flowering plants in the Hawaiian Islands. — *Hawaii*.
- KERNER A. (1891): *Pflanzenleben*. Tom. 2. — Leipzig et Wien.
- KOZLOVSKAJA N. V. et V. I. PARFENOV (1972): *Chorologija flory Belorossii*. — Minsk.
- LÉVEILLÉ H. (1913): Quelques plantes introduites aux îles Sandwich. — *Bull. Géogr. Bot., Le Mans*, 22 : 56.
- LEVINA R. E. (1957): *Sposoby rasprostraneniya plodov i semjan*. — Moskva.
- MAIDEN J. H. (1904): The flora of Norfolk Island. — *Proceed. Linn. Soc. New South Wales*, Sydney, 1903 : 692—783.
- MEUSEL H. et E. JÄGER (1962): Über die Verbreitung einiger Papilionaceen-Gattungen. — *Kulturpflanze*, Berlin, 1962 (Beih. 3) : 249—262.
- MEUSEL H., E. JÄGER et E. WEINERT (1965): *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. — Jena.
- MLADÝ F. (1958): Nové údaje o rozšíření cévnatých rostlin na Rakovnicku. — *Musejní Zprávy Praz. Kraje, Poděbrady*, 3 : 18—22.
- QUITTA H. (1971): Der Balkan als Mittler zwischen Vorderem Orient und Europa. — *Evolution und Revolution im Alten Orient und in Europa*, p. 38—63. — Berlin.
- REICHE C. (1898): *Flora de Chile*. Vol. 2. — Santiago de Chile.
- RIDLEY H. N. (1930): The dispersal of plants throughout the world. — Oxford.
- SALISBURY E. (1961): *Weeds and aliens*. — London.
- SCHOMBURGH R. (1879): On the naturalized weeds and other plants in South Australia. — *Adelaide*.
- SCHULZ O. E. (1901): *Monographie der Gattung Melilotus*. — *Engler Bot. Jahrb.*, Leipzig, 29 : 660—735.
- SUCKOW D. G. A. (1777): *Oekonomische Botanik*. — Mannheim et Lautern.
- SUKKOPF H. et H. SCHOLZ (1968): *Poa bulbosa* L., ein Archäophyt der Flora Mitteleuropas. — *Flora*, Jena, Abt. B., 157 : 494—526.
- ŠIŠKIN I. K. (1936): *Sornye rastenija južnoj časti Dalnevostočnogo kraja*. — Chabarovsk.
- ŠIŠKIN B. K. (1961): *Flora Leningradskoj oblasti*. Vol. 3. — Leningrad.
- THOMSON G. M. (1880): Fertilization of New Zealand flowering plants. — *Transact. Proc. New Zealand Institute*, Wellington, 13 : 274—290.
- THUNBERG C. P. (1823): *Flora Capensis*. Ed. 3. — Stuttgart.
- TOLMAČEV A. I. (1966): *Opređelitel rastenij Primorja i Priamurja*. — Moskva et Leningrad.
- et al. (1962): *Opređelitel vyššich rastenij Komi ASSR*. — Moskva et Leningrad.
- et al. (1976): *Flora severo-vostoka evropejskoj časti SSSR*. Tom. 3. — Leningrad.
- VOROŠILOV V. N. (1966): *Flora sovet'skogo Dal'nogo Vostoka*. — Moskva.
- WHISTLING Ch. G. (1805): *Oekonomische Pflanzenkunde für Land- und Hauswirthe*. Tom. 1. — Leipzig.
- ZOHARY M. (1972): Origins and evolution in the genus *Trifolium*. — *Bot. Notiser*, Lund, 125 : 501—511.

Eingegangen am 15. Juni 1977