

Erwägungen zur Chorologie und Epiontologie von *Cruciata glabra*

Úvahy o chorologii a epiontologii druhu *Cruciata glabra*

Radovan Hendrych

HENDRYCH R. (1978): Erwägungen zur Chorologie und Epiontologie von *Cruciata glabra*. [Chorology and epiontology of *Cruciata glabra* — a reconsideration.] — Preslia, Praha, 50 : 289—304.

The present paper analyzes the holoarea of *Cruciata glabra* (L.) EHREND., including its European, Caucasian, South Siberian and Himalayan parts. Based on taxonomic and chorological relationships, an attempt is made to elucidate the phylogeny of *Cruciata glabra* and the development of its distribution area in time and space. Changes of the distribution area, such as its extension caused by the influence of man at the present time, are also discussed.

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

In einigen der letzten Jahre habe ich mich mit der Problematik der Verbreitung von *Cruciata glabra* auf dem Gebiet der ČSR beschäftigt (HENDRYCH, Ms.). Im Zusammenhang damit erwies sich jedoch als unerlässlich, auch die anderen Teile des Areals zu berücksichtigen. Ausserdem war es notwendig, eine etwas eingehendere Übersicht vom Gesichtspunkte der Taxonomie bzw. Variabilität usw. aus zu gewinnen (HENDRYCH 1977).

Die Stellung von *C. glabra* innerhalb der Gattung *Cruciata* MILL. ist sicherlich in einigen Hinsichten bedeutsam. Am auffälligsten ist die Tatsache, dass *C. glabra* von allen Arten der Gattung nicht nur grösste, sondern überdies ein sehr gegliedertes Areal besitzt. Dieses nimmt einen bedeutenden Teil Südeuropas ein, ausserdem dringt es jedoch auch in den östlichen Sektor Mitteleuropas vor. Nach einer nicht geringen Disjunktion liegt ein weiterer Teil ihres Areals auf dem Gebiet des Kaukasus. Einen recht entlegenen Teil des Areals stellt die Verbreitung in Asien dar, vor allem in den Gebirgen Ostsibiriens, von wo sie in den letzten Jahrzehnten unter der Bezeichnung *Galium krylovii* ILJIN angeführt wurde und noch wird [(1935 : 1), *Cruciata krylovii* (ILJIN) POBEDIMOVA (1971) in Novosti Sist. Vysš. Rast. 7 (1970) : 279], obwohl ich keine erforderlichen Gründe zur Arttrennung der südsibirischen Populationen von den europäischen und kaukasischen gefunden habe (HENDRYCH 1977 : 197—198). In Asien kommt diese Art noch im westlichen Himalaja vor; dieser offensichtlich auch disjunkt liegende Teil des Areals ist sicherlich am wenigsten bekannt.

In ihrem ausgedehnten und sehr gegliederten Areal ist diese Art in einer Anzahl von Merkmalen recht veränderlich, insbesondere was den Charakter der Behaarung, die Blattform und -grösse, den Habitus usw. anbelangt. Es gelang mir jedoch nicht festzustellen, geschweige denn nachzuweisen, dass jedweder Charakter der untersuchten Variabilität geographische Beziehun-

gen zu einzelnen Teilen des Areals u. ä. aufwiese. Eine solche Ausnahme könnten vielleicht die einst als *Galium sieberi* TAUSCH aus Korsika (oder auch aus Sardinien?) beschriebenen Pflanzen darstellen (HENDRYCH 1977 : 194). Aus den Bergen Südwest-Jugoslawiens ist unlängst aus der Nähe von *C. glabra* die Art *C. balcanica* EHRENDORFER (in EHRENDORFER et KRENDL 1974 : 272) beschrieben worden, die sich von unserer Art durch auffallend niedrigeren Habitus (3—12 cm), ferner durch verzweigten Stengel mit kurzen Internodien (1—1,5 cm), der rau behaart ist usw., unterscheiden soll. Ähnliche Pflanzen habe ich in dem mir zugänglichen Material nur in einem von ROHLENA „In glareosis alpinis montis Kom Vasoječki supra Štavna“ gesammelten Beleg gesehen; ROHLENA bezeichnete sie als „*Galium nikolai* sp. n.“ (cf. HENDRYCH 1977 : 194), doch später veröffentlichte er sie als *G. vernum* var. *pseudocruciata* ROHLENA [(1904) in Sitz.-Ber. Kön. Böhm. Ges. Wiss., 1904/38 : 56]. Was *C. glabra* selbst anbelangt, kam EHRENDORFER (1976 : 37) zur Feststellung, dass „Diploid plants have been found in Portugal and S. W. Alps. Tetraploids are widespread, but cannot yet be distinguished morphologically from the diploids“.

Vom phylogenetischen Standpunkt aus scheint *C. glabra* innerhalb der Gattung *Cruciata* eine der ursprünglichsten Arten zu sein, offensichtlich gemeinsam mit *C. laevipes* OPIZ (*Galium cruciata* L.) und *C. taurica* (PALLAS in WILLD.) EHREND. Man kann daher sagen, dass sie eine der ursprünglichsten Arten nicht nur im Rahmen der Gattung *Cruciata*, sondern auch gegenüber den mehr abgeleiteten Gattungen *Valantia* L. und *Meionandra* GAUBA (EHRENDORFER 1962 : 12 et 19) darstellt. Mit diesen Folgerungen sind auch die florogenetischen Schlüsse im Einklang, zu denen man nach einer eingehenderen Arealanalyse gelangen kann.

Der westlichste Teil des Areals von *C. glabra* befindet sich auf dem Gebiet der Pyrenäischen Halbinsel, wo er in Portugal (COUTINHO 1900 : 39—40, 1939 : 692) durch die Gebirge Trás-os-Mountes und Minho im Norden des Landes, über Beira transmontana, Beira central und Beira meridional bis in Alto Alentejo im Süden reicht. In Spanien kommt die Art von den Pyrenäen und deren Vorgebirgen bis in die Gebirge von Cantabrien, Aragonien, Galicien und mit wahrscheinlich kleinen lokalen Disjunktionen ferner südwärts bis in Extramadura, Guadelupe und Kastilien vor (WILLKOMM 1870 : 309). Über die Pyrenäen dringt sie nach Frankreich (FOURNIER 1961 : 880) vor, u. zw. in die nördlichen Vorberge einschliesslich des Corbières-Gebirge und in die Provinz Gers. Nach einer deutlichen Disjunktion kommt sie in Frankreich im Cévennes-Gebirge und ausserdem schon sehr selten in Puy-de-Dôme vor (CHASSAGNE 1957 : 371).

In Frankreich wächst *C. glabra* noch im Süd- und Südwestteil der Alpen und in deren Vorgebirgen (ROUY 1903 : 7). Von dem Südteil der Alpen dringt sie in die Nähe Schweiz (HESS et LANDOLT 1972 : 285) durch; dort ist sie jedoch fasst ausschliesslich an den Raum von Valle d'Aosta gebunden, wenn auch ziemlich häufig vorkommend. Sie dringt offenbar die ganze italienische Südseite der Alpen durch und greift weiter nach Kärnten, Krain, in die Steiermark und — doch nur schon vereinzelt — nach Vorarlberg und Salzburg (DALLA-TORRE et SARNTHEIN 1912 : 388, HAYEK 1918 : 226) ein. Zum

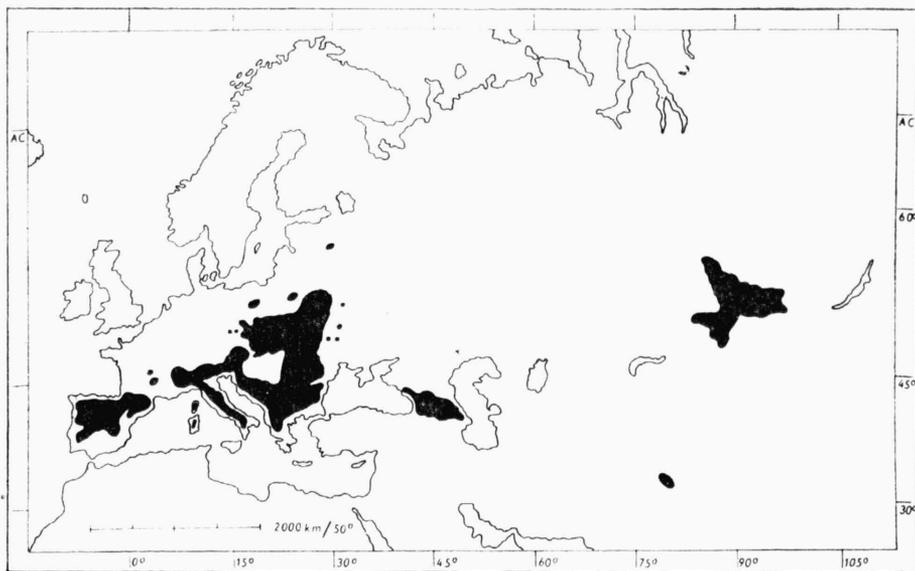


Fig. 1. — Das Holoareal von *Cruciana glabra*.

Unterschied von der Westhälfte der Alpen dringt sie in deren Osthälfte ferner nordwärts bis nach Niederösterreich (Umgebung von Wien) vor. Mit der Verbreitung auf der Rechtsuferseite der Donau hängt wahrscheinlich ihr Vorkommen im Bergland am linken Donauufer, in den Waldviertelbergen wie auch im Leithagebirge (BECK 1890—93 : 1120) zusammen. Die tschechoslowakische Grenze hat sie hier durch natürliche Verbreitung jedoch offensichtlich nicht erreicht.

In Italien ausserhalb der Alpen kommt sie in den Gebirgen des Piemonts und in den Apenninen vor, durch die sie offensichtlich bis nach Kalabrien (FIORI et PAOLETTI 1903—04 : 105) vordringt. Inselartig kommt sie auf Korsika und Sardinien vor; aus Sizilien ist sie dagegen verlässlich nicht nachgewiesen worden (EHRENDORFER 1976 : 37), wenn auch in gebirgigen Partien der Insel das Vorkommen dieser Art vorausgesetzt werden kann. Territorial relativ ausgedehnt ist die Verbreitung auf der Balkanhalbinsel, wo (zweifellos mit kleinen Disjunktionen) diese Art bis nach Albanien, Mazedonien und Südbulgarien und noch nur mit Ausläufern in die gebirgigen Partien Griechenlands vordringt.

Von der Balkanhalbinsel aus dringt *C. glabra* in ihr ebenso ausgedehntes karpatisch-perikarpatisches Subareal vor, mit einer reichen Frequenz in Rumänien (PAUCA et NYÁRÁDY 1962 : 582), in den Ukrainischen Karpaten (KLOKOV 1961 : 242), wahrscheinlich in Südpolen (KUCOWA 1967 : 297) und in der Slowakei (ZÁBORSKÝ et ZAHRADNÍKOVÁ 1976 : 59). Von den Westkarpaten aus greift sie ziemlich fließend, doch mit einer herabgesetzten Frequenz, in die Gebirge Nordungarns ein, von wo sie als eine sehr sporadische Art im Bákóny-Gebirge und in der nordwestlichen Umgebung des Balatonsees ausklingt (Soó 1966 : 496—497). Westwärts der Westkarpaten

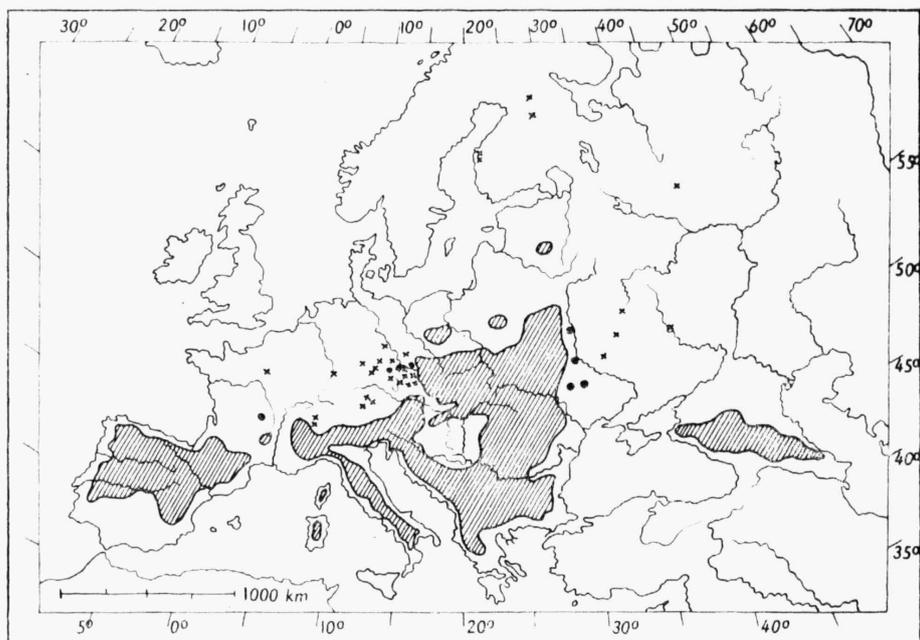


Fig. 2. — Das europäische und kaukasische Subareal von *Crucjata glabra* einschliesslich der offensichtlich sekundären, mit Kreuzen bezeichneten Lokalitäten.

reicht sie, ausser dem polnischen Schlesien — auch nach Mähren (HENDRICH, Ms.).

Von den Karpaten gegen Osten klingt sie sporadisch bis vereinzelt in nordöstlicher Richtung auf die Rechtsuferseite des Dnjepr in die Nähe von Kiev und Černigov, mehr ausgeprägt jedoch nordwärts, über die Westukraine nach einer wenig deutlichen Disjunktion bis nach dem südlichen Belorussland in das Minsk-Gebiet und in das Polesie (KUCOWA 1967 : 297, KLOKOV 1961 : 242, MICHAJLOVSKAJA 1953 : 370) aus. Nordwärts von der mehr oder weniger kontinuierlichen Arealgrenze liegen die abgetrennten Arelen in Polen — im Poznań-Gebiet und auch im Raum von Białowieża an der Grenze Polens und der Belorussischen SSR. Über die Arelle von Pskov siehe im weiteren.

Ein weiterer bedeutender Teil des Holoareals dieser Art befindet sich im Kaukasus und in dessen nördlichen, weniger südlichen Vorgebirgen (GROSSGEJM 1934 : 28, 1949 : 249, POBEDIMOVA 1958 : 317). Die Art steigt dort bis in die alpinen Lagen; sie tritt dort in den alpinen Wiesen als eingestreute Art offensichtlich ziemlich häufig auf (SEMENOVA TJAN-ŠANSKAJA 1948 : 106, 110, 122—113, 115; ŠIFFERS 1951 : 203), u. zw. bis in Seehöhen um 3000 m.

Sehr ausgedehnt ist das südsibirische Subareal. Seinen Bestandteil bildet die Verbreitung im Altai-Gebirge, von wo *C. glabra* als eine weit verbreitete Art von fast allen Regionen angegeben wird (KUMINOVA 1963 : 441). Vom Altai aus dringt sie über das Gebirge Kuzneck-Ala-Tau bis in die Umgebung von Tomsk (etwa 59°30' n. B.) und durch das Erz-Altai-Gebirge analog westwärts in das Semipalatinsk-Gebiet vor. In östlicher Richtung reicht sie

bis in die Umgebung des Oberlaufes vom Jenissei-Fluss (sie steigt bis in das Minusinsk-Gebiet hinab) wie auch in den West- und Mittelteil des Gebirges West-Sajan, östlich bis zu den Flüssen Us und Amyl einschliesslich des Tuva-Gebiets bis in das Becken des Flusses Bej-Chema (SOBOLEVSKAJA 1958 : 282). Von dem sowjetischen Altai aus ist *C. glabra* auch in das Mongolische Altai-Gebirge, in die Berge Tann Ola und in die Niederung des Flusses Kujle fliessend verbreitet (KRYLOV 1904 : 562—563, SUMNEVIČ in KRYLOV 1939 : 2589, POBEDIMOVA 1958 : 318, POPOV 1959 : 689, FISJUN 1965 : 198, KRASNOBOROV 1976 : 195).

Einen sehr disjunkt liegenden Teil des Areals hat *C. glabra* im West-Himalaja. Über die Ausdehnung dieses Subareals kann ich allerdings nur sehr beiläufig und unbestimmt urteilen, da die Existenz von *C. glabra* dort nur durch eine einzige alte Angabe (HOOKER 1882 : 209) auf dem Chumba-Massiv, etwa 2750 m ü. d. M., belegt ist.

Wider Erwarten fehlt *C. glabra* in Kleinasien, von wo die Angaben irrtümlich sind (z. B. AICHINGER 1967 : 220); sie fehlt auch in den Nordiranischen Hochgebirgen wie auch auf der Krim.

Das verhältnismässig aussergewöhnlich makrodisjunkte Areal von *C. glabra* zwingt zur Erwägung über deren Ursprung und dadurch in beträchtlichem Mass auch über den Ursprung von *C. glabra* als einer Art. Wie schon erwähnt (s. 290), kann man von der Tatsache ausgehen, dass diese Art im Rahmen der Gattung *Cruciata* offenbar die ursprünglichste oder mindestens — gemeinsam mit *C. laevipes* und *C. taurica* — eine der ursprünglichsten Arten ist. Man kann eventuell voraussetzen, dass die angeführten Arten aus dem gemeinsamen Grund der Gattung *Cruciata* entwickelt sein können und dass sie diesem nächstliegend bleiben. Einen solchen hypothetischen Grund der Gattung *Cruciata* kann man sich als eine Art oder Artengruppe vorstellen, die durch beiläufig folgende Merkmale gekennzeichnet sind:

Pflanzen ausdauernd, ganz kahl, mit breiten Blättern, mit eher reichblütigen Blütenständen (cymata) mit zur Fruchtzeit nicht vergrösserten Deckblättern, mit meist zwittrigen Blüten, selten noch mit eingeschlechtlichen männlichen Blüten; alle Blüten verhältnismässig gross und gelb; der Fruchtstand war nicht zerfallend und keineswegs gestreckt; die Teilfrüchten waren ganz kahl auf ebenso kahlen Fruchtstielen. Die Chromosomenzahl war $2x = 22$. Es ging durchwegs um Pflanzen des Unterwuchses von mesophilen Laubmischwäldern, die ganz zweifellos laubabwerfend waren (cf. EHRENDORFER 1962 : 19).

Aus dem angedeuteten hypothetischen Entwicklungsgrund konstituierte sich *C. glabra* durch fortschreitende Heterobathmie der Merkmale. Ihr Ursprung mit Rücksicht auf das Areal und auf ihre Stellung innerhalb der Gattung muss jedenfalls ins Tertiär verlegt werden. Er konnte mit der fortschreitenden Progression (Unteres Miozän) wie auch mit der späteren Regression der arktotertiären Flora, die neuzeitlich auch als die turgaische bezeichnet wird, eng verknüpft sein (KRIŠTOFOVIČ 1933 : 278). Man kann voraussetzen, dass in dieser Flora und in deren Entwicklung demnach ihren Hauptgrund auch die ganze Gattung *Cruciata* haben kann.

Aufgrund der Ausdehnung des Areals von *C. glabra* selbst (mit Berücksichtigung des Areals der ganzen Gattung *Cruciata*) wäre es möglich, ihre Artenentwicklung vielleicht schon an der Grenzscheide des Miozäns und Pliozäns oder wahrscheinlicher am Anfang des Pliozäns zu suchen, wo die Teilung der ursprünglich kontinuierlichen Zone der turgaischen Flora in zwei voneinander getrennte Regionen eintrat (SINICYN 1962 : 190—191, fig. 27g,

1967 : 87 et 100). Von diesen befand sich die eine in Ostasien, die andere in Westsibirien und Europa. Eine derartige Trennung wurde — unter den Bedingungen des sich ändernden Klimas — einerseits durch Einkeilen der sich verbreiternden Zone der Flora borealer Nadelwälder von Nordosten bis Norden, andererseits durch Einkeilen der sich verbreiternden Steppenzone von Süden bis Südosten verursacht (SINICYN 1967 : 85).

Die erwähnte Spaltung der ursprünglich kontinuierlichen Zone der turgaischen Flora hatte, unter Einwirkung der geographischen Isolation, die Differentiation (cf. JÄGER 1969 : 405) der Typen und dadurch eigentlich die Entwicklung (s. S. 295) vikariierender Arten zwischen dem später sehr verarmten Überrest von Breitlaubwäldern des westlichsten Teils Eurasiens und dem weniger verarmten Überrest des Breitlaubwaldes des Ostrands Asiens zur Folge.

Da eine derartige Vikarianz im Falle der Gattung *Cruciata* nicht feststellbar ist, so wird es offensichtlich, dass die Gattung *Cruciata* in ihrem Grund wahrscheinlich erst im Oberen Miozän entstand, und zwar im europäisch-westsibirischen Raum, so dass keine ihrer Arten imstande war, in den sonst auch später reicheren ostasiatischen Teil der turgaischen Flora zu geraten.

Im Verlaufe der weiteren Entwicklung, durch Anpassung an die mehr ariden Bedingungen, konnte es im Raum des mehr kontinentalen Teils des Mediterrans (oder des jüngeren Paläomediterrans) zur Entstehung ihrer mehr abgeleiteten Arten kommen, wie z. B. *C. pedemontana* (ALL.) EHREND. und *C. articulata* (L.) EHREND. (EHRENDORFER 1962 : 18).

Noch im Verlauf des Pliozäns mag *C. glabra* offenbar eine weite Vertretung im Grossteil der Westhälfte Eurasiens besessen haben. Es sei vorausgesetzt, dass sie damals ein ausgedehntes oder verhältnismässig ausgedehntes Areal einnahm, das ausserdem relativ sehr kontinuierlich war. Später, an der Neige des Pliozäns, am spätesten in den früheren Phasen des Präglazials, im Zusammenhang mit den Temperaturänderungen wie auch wahrscheinlich mit den Humiditätsänderungen des Klimas (Herabsetzung der Humidität) trat das allmähliche Zerreißen ihres ursprünglich zusammenhängenden Areals ein. Dadurch entstand ein unmittelbarer Grund für das europäische Subareal. In der ersten Phase der regressiven Areogenese kann jedoch ein ziemlich zusammengehändes europäisch-kaukasisches Subareal vorübergehend existiert haben, wenn auch in anderer Form, als welche wir durch mechanische Interpolation seines heutigen disjunkten Standes erhalten würden. Der andere Teil des Areals konnte analog kontinuierlich gewesen sein wie das südsibirisch-himalajische Subareal. Auch hier ist es nicht ausgeschlossen, dass dieses Subareal in seiner Initialphase mehr zusammenhängend und auch grösser war, als wie es aufgrund der analogen mechanischen Verbindung heute erscheinen würde.

Die Genese des Areals von *C. glabra* ist nicht vereinzelt. Was die Beziehung zwischen dem europäischen und dem südsibirischen (altaischen) bzw. auch dem kaukasischen Subareal anbelangt, gestaltete sich diese auch bei anderen Arten analog. Dies ergibt sich daraus, dass auf dem Gebiet Südsibiriens, im Raum des Altai oder in dessen Umgebung ihre übrigbleibende Verbreitung auch andere Arten haben, die dort nach der grossen (mittel)europäisch-altaischen oder oft der europäisch-kaukasisch-altaischen Disjunktion vorkommen, die einen grösseren oder kleineren Teil Osteuropas und Westsibiriens einnimmt. Als Beispiel können folgende Arten dienen: *Actaea spicata*, *Adeno-*

phora liliifolia, *Alliaria petiolata*, *Asarum europaeum*, *Astragalus glycyphyllos*, *Brachypodium silvaticum*, *Cardamine impatiens*, *Campanula trachelium*, *Carex leporina*, *Cimicifuga europaea* (*C. foetida*), *Circaea lutetiana*, *Festuca altissima*, *F. gigantea*, *Erythronium dens-canis* (*E. sibiricum* et *E. caucasicum*), *Galium odoratum*, *Geranium robertianum*, *Monotropa hypopitys*, *Pulmonaria officinalis*, *Ranunculus polyphyllus*, *Sanicula europaea*, *Stellaria holostea*, *Tilia cordata* (*T. sibirica*), *Veronica teucrium*, *Viola hirta* usw. Ein ähnliches Beispiel stellt *Carex alba* dar, die ausser Europa nach der Disjunktion auch in Südsibirien und nach einer weiteren Disjunktion noch im Osten Sibiriens verbreitet ist.

Als ein anderes Beispiel der europäisch-altaiischen Trennung dient auch die Existenz des Areal von *Sibiraea altaiensis*, einerseits auf der Balkanhalbinsel (nur sechs bekannte Fundorte im Velebit-Gebirge und bei Mostar), andererseits im Altai und im Džungar-Ala-Tau.

Es braucht nicht betont zu werden, dass es sich zugleich meistens um Pflanzen handelt, die in Europa durchwegs für den mesophilen Laubmischwald (von Eichen- und Eichen-Hainbuchenwäldern bis zu Buchenwäldern) charakteristisch und dabei dort ziemlich oder fast ziemlich weit verbreitet sind. In seiner heutigen Gestaltung (oder eher Gestaltungen) ist dieser Wald extrem pauperisiert und — wenn auch nur sehr fragmentarisch und gar sehr entfernt — analog dem arktotertiären mesophilen Wald, dessen äusserst verarmten Überrest, mit anderen Worten ausgedrückt, er repräsentiert, auch was den Unterwuchs anbelangt. Im Altai-Gebirge bzw. in dessen Umgebung (Kuzneck-Ala-Tau u. a.) kommen jedoch die angeführten Arten in verschiedenen Typen der Taiga vor, die aus *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Picea obovata* und *Pinus cembra* (*P. sibirica*) mit einer schwachen Beimischung von Laubgehölzen *Betula pendula*, *Populus tremula* und *Tilia cordata* (*T. sibirica*) bestehen. Es liegt auf der Hand, dass in diesem Sinn diese Bestände für die obenangeführten Arten sowie für *C. glabra* die Ersatzformationen darstellen, was schon selbst an sich den relikten Charakter ihres dortigen Vorkommens bezeugt.

Im Raum des Altai und des Kuzneck-Ala-Tau erhielten sich jedoch abgetrennte Inseln des Breitlaubwaldes, der sonst weit gegen Westen wie auch Osten Eurasiens zurückgewichen war, nur bis zur Vergletscherungszeit (SINICYN 1962 : 219). Mit dem Anfang der Vergletscherung gingen sie fast gänzlich zugrunde und als ganz geringe und vereinzelte Überreste erhielten sich dort über das Pleistozän einige Arten ihres Unterwuchses, von den Bäumen nur *Tilia cordata* (*T. sibirica*). Dies betraf von allem das Kuzneck-Ala-Tau, wo während der Glazialzeit angeblich günstigere Bedingungen herrschten (SINICYN 1962 : 198); vom Ala-Tau aus verbreiteten sich in günstigeren Zeitabschnitten (einschliesslich des Postglazials) diese Arten, ebenso wie *C. glabra*, wahrscheinlich wiederum in verschiedene Teile des Altai-Gebirges.

Die Ansicht, dass die europäisch-altaiische Disjunktion ganz offenbar tertiären Ursprungs ist, kann kaum angezweifelt werden. Ihr Ursprung ist analog, doch ist sie wesentlich jünger als die noch weit ausgedehnteren (etwa in Parallelkreisrichtung) Disjunktionen. Zum Vergleich seien hier die Arten *Waldsteinia ternata* aus Südosteuropa (subsp. *trifolia*) und Ostasien (subsp. *ternata*) oder *Aruncus dioicus* (*sylvestris*) aus Europa und *A. asiaticus* bis aus Ostasien genannt. In diesen Fällen handelt es sich um relikte Repräsentanten der krautartigen Komponente von Wäldern der arktotertiären turgaischen Flora, einerseits in Europa, andererseits bis im Osten Asiens. Analog können auch weitere interspezifische Disjunktionen zwischen Arten erwähnt werden. So z. B.: *Acer tataricum* — *A. ginnala*, *Carex remota* — *C. remotiuscula*, *C. pilosa* — *C. campy-*

lorhina, *C. michelii* — *C. longirostrata*, *Euonymus europaea* — *E. maackii*, *E. verrucosa* — *E. pauciflora*, *Geranium palustre* — *G. vlassovianum*, *Lonicera nigra* — *L. barbinervis*, *Ranunculus lanuginosus* — *R. grandifolius*, *Syringa vulgaris* — *S. ablata*, *S. josikaea* — *S. wolfii*, *Thalictrum aquilegifolium* — *T. contortum*, *Viburnum opulus* — *V. sargentii*, *Vitis silvestris* — *V. amurensis* usw. Zum Unterschied von der europäisch-altaiischen Disjunktion verwirklichte sich in diesen, wie auch recht vielen anderen, im Verlaufe der langen Isolation eine mehr oder weniger ausgeprägte Artdifferentiation.

Auf Grund der Verbreitung und des Charakters des Vorkommens im Altai-Gebirge hält ILJIN (1941 : 263) die Art *C. glabra* (sub *Galio krylovii*) für ein Tertiärrelikt und nach der Genese ordnet er sie der paläomediterranen Gebirgswaldflora zu (cf. ILJIN 1963 : 210, KLOKOV 1963 : 388); derselben Ansicht ist auch VASILJEV (1946 : 391), indem er *C. glabra* als ein Relikt der tertiären breitlaubigen, laubabwerfenden Wälder bezeichnet. Auch SOBOLEVSKAJA (1958 : 283 et 298) hält sie für ein Tertiärrelikt auf dem Tuva-Gebiet.

Das kaukasische Subareal hat seinen Ursprung in der Zeit, wo dort *C. glabra* als Bestandteil einer der Wanderungswellen der fortgeschrittenen Phase der turgaischen Flora von Norden vordrang. Einen solchen Zeitabschnitt dürfte schon das Sarmat darstellen, soweit allerdings *C. glabra* als eine Art damals schon überhaupt existierte. Im Sarmat wurde jedoch der Kaukasus von Norden durch die See isoliert (GROSSGEJM 1936 : 199 et Tab. 66), wenn auch das Vordringen der turgaischen Flora in den Raum des Kaukasus für den angegebenen Zeitabschnitt paläobotanisch schon nachgewiesen worden ist. Günstigere Bedingungen für die Verbreitung von *C. glabra* (auch mit Rücksicht auf deren Existenz) auf dem Gebiet des Kaukasus gab es später in der Mäot-Stufe, wo die Regression der See die vorkaukasische Meeresenge wesentlich verengte, ebenso wie es in der späteren Pont-Stufe der Fall war (GROSSGEJM 1936 : Tab. 67 et 68). Von diesem Standpunkt aus erscheinen die Bedingungen der Kimmer-Stufe als die geeignetsten für die Migration (GROSSGEJM 1936 : 200 et Tab. 69), wo die Wanderung der Flora von Norden in den Raum des Kaukasus nach der Regression der See durch keine oder nur schmale Meereseenge verhindert wurde. Das Pleistozän überlebte *C. glabra* im kaukasischen Raum offensichtlich in abgeteilten Refugien, die sich wahrscheinlich grösstenteils an der Südseite des Gebirges befanden und vielleicht derartigen Refugien im Süden Europas ähnlich waren (s. im weiteren Text). Auch im Kaukasus trat im Postglazial eine progressive Migration ein, doch der Wanderung in südlicher wie auch nördlicher Richtung stand wahrscheinlich die höhere Kontinentalität im Wege, so dass, obwohl sich das Areal von *C. glabra* dort vorübergehend auch vergrösserte, es das Gebiet des Kaukasus nicht allzu weit überschritt.

Im Westhimalaja erhielten sich *C. glabra* und einige andere arealähnliche Arten am ehesten in den Resten der abfallenden Laubwälder, eventuell in anderen Ersatzformationen dieser Arten. Es war und ist vor allem Einfluss der Monsune, durch den die Existenz ihrer dortigen Arellen bedingt wird (cf. JÄGER 1969 : 406).

Im Verlauf der Glazialperioden kam es bei *C. glabra* wie auch bei den obenangeführten Arten (S. 295) zur Verengung ihrer europäischen, südsibirischen, kaukasischen und eventuell auch himalajischen Subareale. So trat auch beim europäischen Subareal von *C. glabra* eine Regression und dabei auch Fragmentarisierung in einzelne Arellen ein. Diese befanden sich viel-

leicht vor allem auf den südeuropäischen Halbinseln, höchstens auf Südabhängen und im Fussgebiet der Alpen und Südkarpaten und möglicherweise in den südlicheren Partien Frankreichs. Als Überrest (wenn auch später an Grösse zunehmend) ähnlicher Refugialarellen aus Glazialen kann die bisher disjunkt liegende pyrenäisch-iberische Verbreitung gedeutet werden, die im Postglazial zwar auch an Grösse zunahm, doch deren Verknüpfung mit der Verbreitung in den Alpen sich nicht mehr verwirklichte.

Die Inselarellen auf Korsika und Sardinien stammen eher schon aus dem Pliozän (spätestens aus dem Präpleistozän), wo noch eine Verbindung beider Inseln mit Südeuropa bestand. Sie stellen zugleich einen Beleg oder einen Beweis der frühen Migration von *C. glabra* nach Südeuropa dar.

Aus den vorausgesetzten Glazialrefugien gestaltete sich erst im mehr fortgeschrittenen Postglazial wiederum das rezente europäische Subareal. Dieser Vorgang konnte sich bei *C. glabra*, in Anbetracht ihres ökologischen Charakters, am ehesten am Ende des Boreals vollziehen oder zu vollziehen beginnen, offenbar jedoch mit einer wesentlichen Beschleunigung erst im Atlantikum. Es ist nicht ausgeschlossen, dass in der kulminierenden, günstigsten Phase des Atlantikums und in dessen Ausklingen bis zum Epiatlantikum das ganze Subareal noch ferner (vor allem nordwärts) verschoben worden war, als es heute in seinen kontinuierlicheren Grenzen liegt, insbesondere in der Osthälfte Mitteleuropas.

Nach dem postglazialen klimatischen Optimum wich *C. glabra* an ihrer Nordgrenze etwas zurück, wobei (durch Überdauern) die Residualarellen z. B. im Poznań-Gebiet (einschliesslich Kujawy bis zu Bydgoszcz) in Polen, bei Białowieża (ähnlich wie bei *Isopyrum thalictroides*) im polnisch-belorussischen Grenzgebiet (bis zu Grodno) entstehen konnten. Von derselben Herkunft mögen kleine Lokalitäten östlich des Randes der kontinuierlicheren Verbreitung sein, die sich in Richtung zum mittleren Teil des Don-Flusses befinden. Diese Deutung gebührt wahrscheinlich auch dem auffallenden nordöstlichen, nach Belorussland gerichteten Areal-Ausläufer. Eventuell kann der Ausläufer nach Schlesien für einen Rest dieser vorausgesetzten letzten natürlichen Expansion gehalten werden. Die Bedeutung dieses Zeitabschnitts für die teilweise Erklärung der Verbreitung von *C. glabra* in Böhmen wird nächstens erörtert (HENDRYCH, Ms.).

Wie schon betont, kommt *C. glabra* in ihrem europäischen Subareal in verschiedenen Typen von Eichenwäldern, in Eichen-Hainbuchenwäldern bzw. in nicht geringem Mass in Buchenwäldern einschliesslich der Buchen-Tannenwälder vor. Z. B. wird sie in Ungarn auch aus Kastanien-Eichenwäldern (Soó 1966 : 497), aus Kastanienselven wird sie für die Schweiz (HESS et LANDOLT 1972 : 285) angegeben. Manchenorts fehlt sie auch in den subalpinen Fichtenwäldern nicht, wie z. B. in den Westkarpaten, in Muntili Mare in Rumänien oder an den Nordabhängen des Rila-Gebirges in Bulgarien usw. In der Stufe der Eichen-, Buchen- und Fichtenwälder dringt sie auch in die Nichtwaldformationen, vor allem auf Wiesen vor, u. zw. sowohl auf die trockeneren als auch auf die feuchteren bzw. sogar auf die torfigen, in nicht geringem Masse auch auf Viehweiden (*Nardeta*) u. ä. In den Süd- und teilweise auch in den Ostkarpaten, ebenso wie in den Gebirgen der Balkanhalbinsel, aber auch im Kaukasus steigt sie hoch bis in die alpine Stufe, in die alpinen Grasflurenbestände. In der Belorussischen SSR kommt sie jedoch auch in den Kiefern-Birkenwäldern u. ä. vor.

In ihrem südsibirischen Subareal kommt sie in den lichten Kiefern-Lärchenwäldern (KELLER 1914 : 113), in der Tannen-Zirbelkieferntaiga (KELLER 1914 : 180) oder in der sog. „černevaja tajga“ mit Tanne und Linde vor (ILJIN 1963 : 210, SOBOLEVSKAJA 1958 : 282, KUMINOVA 1963 : 441). Häufig ist sie auch in Birkenwäldern, in Wäldern mit Lärche, Zirbelkiefer und Birke bzw. in Mischwäldern mit Kiefer, Tanne, Birke, Espe und Eberesche anzutreffen (KELLER 1914 : 44, 113, 332). Sie steigt jedoch auch dort in die alpinen Wiesen auf (KELLER 1914 : 81, 90, 100, 104, 122, 135), oder im Gegenteil steigt sie auch in die Steppenformationen hinab (KELLER 1914 : 38, 50, 65, 94).

Zum Unterschied von meinen Beobachtungen, aufgrund deren es sich bei *C. glabra* um eine Pflanze mit neutralen Ansprüchen an den Substratcharakter handelt, geben verschiedene Autoren diese Pflanze als eine Art kalkarmer Böden (z. B. HESS et LANDOLT 1972 : 285) an. CHASSAGNE (1957 : 371) bezeichnete sie ausgesprochen als eine silikole Art (cf. FOURNIER 1961 : 880), in älteren Quellen BECK (1890—93 : 1120) als eine kalkmeidende bzw. DOMIN (1944 : 33) als eine subacidophile Pflanze. Schon daraus ergibt sich, dass sie als kalkikole Pflanze nicht bezeichnet werden kann. Schliesslich ist die Tatsache, dass sie keine kalkmeidende Pflanze ist, bezeugt durch ihr häufiges Vorkommen in den Kalksteingebirgen, wie im Velebit (DEGEN 1938 : 55) oder in der Slowakei im ganzen Muráň-Gebirge (HENDRYCH 1969 : 179) oder im Massiv der Belaer Tatra usw. In Rumänien ist sie ebenso häufig auf Kalksteinen z. B. im Bucegi-Gebirge, wo sie vom Bergfuss bis zu den Gipfeln steigt (BELDIE 1967 : 251). In den Karpaten begegnet man *C. glabra* oft als eine Art, die z. B. in so typische Assoziationen der Kalkstein-Substrate durchdringt, wie es die Felsengesellschaften der Art *Sesleria varia* sind. Sogar am östlichsten Rand ihres südsibirischen Areals kommt sie auch ausgesprochen auf Kalkstein vor (KRASNOBOROV 1976 : 195). Der Einfluss der Unterschiede im Substrat auf die Frequenz ihrer Vertretung lässt sich nicht einmal an den Grenzen zwischen dem kalksteinartigen (oder allgemein basischen) und kristallinen Felsuntergrund feststellen.

Ebenso neutral erscheint *C. glabra*, auch was ihre Lichtansprüche anbelangt; sie kommt sowohl an beschatteten (Buchen- oder Fichtenwälder) als auch an sehr lichten Standorten vor, wie lichte Eichenwälder, Kurzgraswiesen, Weiden, wie auch im Altai lichte Lärchenwälder sind. Die Anpassungsfähigkeit an unterschiedliche Lichtbedingungen kommt auch dadurch zum Ausdruck, dass die Pflanzen von schattigeren Orten dunkler, die von lichter Orten heller gefärbt sind.

In verschiedenen Ländern wurden offenbar sekundäre Vorkommen von *C. glabra* vermerkt, manchmal auch sehr weit vom indigenen Teil des Areals. Eine der ersten derartigen Angaben, die es mir gelang in der Literatur zu finden, stammt aus Frankreich. *C. glabra* wurde dort i. J. 1886 in einem Wäldchen in der Nähe von Mendon bei Paris gefunden (DEMORTIER 1886 : 519), welches Vorkommen ROUY (1903 : 7, cf. FOURNIER 1961 : 880) für eine Einbürgerung hält. Eine nicht allzu grosse Fortschiebung, wahrscheinlich durch Einschleppung entstanden, erwähnt MURR (1888 : 204) aus Nordtirol von Mutters (leg. SARNTHEIN). In Bayern misst FROEMBLING (1897 : 26) denselben Ursprung der Lokalität im Gleissenthal zwischen Diesenhofen und

Schäftlarn bei München bei. HAYEK (1918 : 226) erinnert das adventive Vorkommen von *C. glabra* unmittelbar „im Hafen von Mannheim“.

Eine offenbar ziemlich grosse Ausdehnung und möglicherweise auch eine längere Geschichte hat das sekundäre Vorkommen von *C. glabra* in der Schweiz. So z. B. gibt sie schon GREMLI (1889 : 219) als naturalisierte Art von aux Devens an, etwas später erwähnen sie auch SCHINZ et KELLER (1900 : 485) ähnlich von Bex. HESS et LANDOLT (1972 : 285) geben sie als mindestens gelegentlich eingeschleppte Art von Ponterezino, Ziegelbrücke, Buchs und Bozenheid an. Weiterhin geben dieselben Autoren mit Zweifeln, ob es sich um ursprüngliches Vorkommen handelt, die Art von Wyssensee bei Brienz im Berner Oberland und von Felsberg bei Chur in oberen Rheintal wie auch von Maria Grün bei Felskirch an.

Aus Deutschland gibt es eine neuere Angabe über das sekundäre Vorkommen bei Schleesen in Brandenburg, wo *C. glabra* i. J. 1962 am Rand eines Kiefern-Birkenwaldes unweit des Jägerhauses Breske festgestellt wurde, und i. J. 1968 nahm ihr Bestand schon eine Fläche von 50 m² ein (JÄGE 1968 : 61). Das adventive Vorkommen wird ferner (ROTHMALER 1972 : 339) von Weilheim und Wurmsiedel in Bayern, von Steinheid in Thüringen, von Bautzen in Sachsen und schliesslich von zwei Lokalitäten in der Nähe der Staatsgrenze DDR/ČSSR (Olbernhau und Elsterthal) gemeldet. Im Flusstal der Weissen Elster wurde *C. glabra* i. J. 1957 bei Bad Elster, im Wiesenbestand längs eines frequentierten Weges, entdeckt (GROH 1964 : 657; WEBER et KNOLL 1965 : 168). Später wurde sie unweit der Ortschaft Untergattengrün, in unmittelbarer Nähe der Staatsgrenze, i. J. 1973 (leg. WALTER sec. WEBER 1975 : 96) festgestellt.

Eine besondere Aufmerksamkeit verdienen die Funde von *C. glabra* in Finnland. Wie HÄMET-AHTI (1967 : 75) angibt, wurde dort *C. glabra* zum erstenmal i. J. 1951 gefunden, u. zw. an einer Eisenbahnböschung bei Vasklot unweit Vaasa, ferner i. J. 1954 ebenso an einer Eisenbahnböschung und in der Nachbarschaft eines Magazins unweit Malmberg in demselben Gebiet. Merkwürdig ist dabei, dass es sich um ein Vorkommen am 65° n. B. handelt. Noch mehr nordwärts liegt die Lokalität unweit Kianta bei Suomussalmi (entdeckt i. J. 1965) wie auch bei Kuusamo (i. J. 1963), sogar beinahe am 66° n. B.

Die angeführte Autorin spricht die Ansicht aus, dass es sich um eine Einschleppung (bei Kuusamo und Vaasa) durch die deutschen Militärtruppen handelte, die in den bezüglichen Räumen zur Zeit des zweiten Weltkrieges langfristig disloziert worden waren. Die Lokalität bei Suomussalmi erklärt die Autorin als Einschleppung durch die Einheiten der Sowjetischen Armee, die eben in dem angeführten Raum gekämpft hatten. Sie bezeichnet daher *C. glabra* für Finnland als polemochore Pflanze. HÄMET-AHTI ist, soweit ich festzustellen vermochte, die einzige unter den Autoren, die über die Weisen der durch menschliche Tätigkeit bedingte Migration dieser Art nachdachte. Es ist schwierig zu beurteilen, ob ihre Erwägung über die Polemochorie richtig oder berechtigt ist. Schwerwiegend ist die Tatsache, dass als Standorte der finnischen Lokalitäten in zwei Fällen Eisenbahnböschungen dienten, wodurch die viatische Wanderung deutlich nachgewiesen wird.

Als eingeschleppte Art wurde *C. glabra* sogar in Amerika gefunden (GLEASON 1963 : 285), wo sie von J. H. SCHAFFNER im Staat Ohio entdeckt worden war. Es gelang mir nicht genau festzustellen, wo und wann sie dort nach den

Literaturangaben gefunden worden war. Die Existenz einer solchen Einschleppung auf extrem grosse Entfernung bezeugt jedoch bedeutsam die Einschleppungsmöglichkeiten dieser Art.

Verwickelter ist das Problem des Vorkommens von *C. glabra* im Pskov-Gebiet, in der Umgebung des Dorfes Puškinskije Gory in der UdSSR (MINJAJEV 1961). Es handelt sich um eine verhältnismässig sehr isolierte Arelle, wo auf einer Fläche von etwa 20×10 km 43 Fundorte festgestellt wurden, von denen eine Hälfte im Teil ihres dortigen massenhaften Vorkommens liegt; die andere Hälfte von Fundorten ist schon nur diffus verstreut. *C. glabra* wächst dort in Kieferwäldern mit Laubgehölzen, vor allem mit Eiche und Hasel. MINJAJEV (1961 : 138) denkt über den Komplex der angeführten Fundorte, dass es sich um ein ursprüngliches Vorkommen handelt. Er ist der Ansicht, dass *C. glabra* dort ein Relikt aus der Zeit ihrer grösseren Verbreitung darstellt, das entweder im letzten Interglazial oder im letzten Interstadial des Valdaj-Glazials (Würm) stattfand. Nur über einige Lokalitäten in der betreffenden Arelle vermutet er (S. 137), dass sie adventiv durch Einschleppung entstanden (bei den Dörfern Ceci und Fedorigino).

Die Arelle in der Umgebung von Puškinskije Gory stellt zweifellos eine der interessantesten Arellen dar, die von den Hauptteilen des europäischen Subareals ferner liegen. Vom Gesichtspunkt des ganzen europäischen Subareals aus möchte ich sie eher für eine sekundär entstandene halten. Lässt man ihren natürlichen Ursprung und dadurch ihre relikte Natur zu, dann möchte ich ihr jedenfalls den Ursprung eher vom Postglazial beimessen, u. zw. vom Zeitabschnitt des Atlantikums oder bis Epiatlantikums, wo (siehe S. 297) auch andere ihre Arellen entstehen konnten, namentlich jene, die nordwärts vorgeschoben sind. Für die angeführten Zeitabschnitte (sog. Mittel-Holozän) gibt NEJŠTADT (1957 : Fig. 184, 185 et 205) eine Expansion der Hainbuche und der Buche gegen Nord-Nordosten an, d. h. in Richtung, wo sich die diskutierte Arelle von *C. glabra* befindet. Es ist nicht schwierig, sich vorzustellen, dass *C. glabra* damals imstande war, die vorübergehende Migration der angeführten Gehölze oder ihrer ganzen Bestände zu begleiten. Später mögen sich die Hainbuchen- und Buchenbestände von dieser Richtung bis an ihre heutige Grenze zurückgezogen haben, aber *C. glabra* mag sich in den für sie ersatzartigen Formationen bei Pskov erhalten haben.

Es ist möglich zu begründen, warum man mit MINJAJEV (1961 : 138) darin nicht übereinstimmen kann, dass *C. glabra* in der Umgebung von Pskov aus dem letzten, Dnjepr-Valdaj-Interglazial stammen könnte. Im angeführten Interglazial, wie GRIČUK (1950 : 177, 179 et 180) angibt, trat das Vordringen von Hainbuche, Eiche und Buche vom Süden nicht nur an das Niveau von Pskov, sondern noch ferner nord- oder nordostwärts ein (cf. GRIČUK 1946 : 263, 1950 : 189), so dass die Vorstellung annehmbar wäre, dass *C. glabra* schon damals mit den angeführten Gehölzarten und deren Beständen vordrang und dass sie imstande gewesen sein mag, bis in das Niveau von Pskov vorzudringen. Doch das Valdaj-Glazial, das danach folgte, macht das Überleben von *C. glabra* in der Umgebung von Pskov durch seine Bedingungen sehr unwahrscheinlich (GRIČUK 1946 : 264 et 265, fig. 12). Eine solche Möglichkeit des Überlebens muss man sogar ausschliessen, wenn man in Betracht zieht, dass die Vereisung im Verlauf des Valdaj-Glazials südwärts über Pskov bis nach Vitebsk reichte (SOKOLOV 1946 : 89).

Über die Lokalität am Unža-Fluss im Kostroma-Gebiet ist MINJAJEV

(s. 138) auch der Ansicht, dass sie nicht adventiven Ursprungs ist. Andere Autoren, wie MINJAJEV selbst erinnert, sind umgekehrter Ansicht. Ich bin auch der Ansicht, dass das grosse Verschieben von *C. glabra* in diesem Fall anthropisch bedingt ist.

Die angeführten Lokalitäten bei Pskov oder in dem Kostroma-Gebiet, bzw. diese beiden, dürften eine Erscheinung sein, die den Migrationen analog ist, wie sie für die Region des Flusses Pinega (weit nördlicher gelegen) neulich KOŽEVNIKOV et PLIEVA (1976) analysiert haben. Diese Autoren konstatieren, dass eine Anzahl von Arten des „mitteleuropäischen“ (im weiteren Sinne des Wortes) Elements, wie *Actaea spicata*, *Ficaria verna*, *Lysimachia nummularia*, *Peucedanum palustre*, *Stellaria holostea*, *S. nemorum* u. a., nord- und nordostwärts vordringen; ihre Migration bezeichnen die Autoren geradeaus als eine „Migrationswelle“ (s. 69). Ihre Erkenntnisse schliessen sie mit folgenden Worten ab: „Das Vordringen von Arten dieses Elements nordwärts geht in der Gegenwart vor sich und wird auch in der Zukunft vor sich gehen, die Erwärmung des Klimas und den zunehmenden Einfluss des Menschen auf die Natur widerspiegelnd“ (s. 74). Dies ist eine für ähnliche Fälle annehmbare Folgerung, wenn auch der Anteil des Einflusses des Menschen und dessen Tätigkeit auf derartige Verbreitung oft nicht nur indirekt, sondern dabei auch nur entfernt ist.

Analog schliesse ich auf den sekundären Ursprung der Lokalitäten von *C. glabra* östlich des Dnjepr. Dies betrifft die bei Orel, Kursk, Poltava und Voronež befindlichen isolierten Lokalitäten bzw. Lokalitätsgruppen (STANKOV et TALIEV 1949 : 572, 1957 : 351; MAEVSKIJ 1954 : 532). Es gelang mir jedoch nicht, eingehendere Angaben über sie zu ermitteln.

ZUSAMMENFASSUNG

Cruciata glabra (*Galium vernum*) stellt einer der ursprünglichsten Arten in der Gattung *Cruciata* dar. Sie ist verbreitet in Südeuropa und im Ostteil Mitteleuropas, ferner im Kaukasus, Altai und in dessen unmittelbarer Nachbarschaft, schliesslich im Westhimalaja. Der Grund dieser rezenten Verbreitung reicht zurück bis nur Zeit der Entstehung der ganzen Gattung *Cruciata*. Er ist schon an der Grenze des Miozäns und Pliozäns bzw. am Anfang des Pliozäns zu sehen, wo sich diese Art wahrscheinlich im Rahmen der Krautkomponente der turgaischen (arktoterziären) Flora in deren europäisch-westsibirischen Zone konstituierte. Im Verlauf der fortgeschritteneren Phasen des Pliozäns drang sie in Südeuropa und in den Kaukasus vor. Auf den Halbinseln (und Inseln) Südeuropas wie auch in südlicheren Partien des Kaukasus, aber auch im Raum des Altai (Kuzneck-Ala-Tau) und im Westhimalaja überlebte sie die ungünstigen Pleistozän-Perioden.

Im Postglazial, offensichtlich erst in seiner mehr fortgeschrittenen Phase (Atlantikum bis Epitlantikum) drang sie namentlich in Europa ferner nordwärts von ihren voraussetzbaren, disjunkt ausgebreiteten Glazialrefugien vor. In etwa den letzten 100 Jahren lässt sich ihre weitere Migration, die die direkten oder indirekten Einflüsse der menschlichen Tätigkeit stark widerspiegelt, beobachten und oft auch verlässlich belegen.

SOUHRN

Cruciata glabra (*Galium vernum*) představuje jeden z nejpůvodnějších druhů v rodu *Cruciata*. Rozšířená je v jižní Evropě a ve východní části střední Evropy, dále na Kavkaze, Altaji a v jeho těsném sousedství a konečně v Západním Himálaji. Základ tohoto recentního rozšíření sahá asi k době vzniku celého rodu *Cruciata*. Lze jej hledat již na rozhraní miocénu a pliocénu, popř. v začátcích pliocénu, kdy se tento druh asi formoval v rámci složky turgajské (arktoterziární) flóry v její evropsko-západosibiřské zóně. V průběhu pokročilejších fází pliocénu pronikl na jih Evropy a na Kavkaz. Na poloostrovech (a ostrovech) jižní Evropy, jakož i v jižnějších částech Kavkazu, ale i v prostoru Altaje (Kuzněckij Ala-Tau) a v Západním Himálaji přečkala nepříznivá období pleistocénu.

V postglaciálu, zřejmě až v jeho pokročilejší fázi (atlantik až epiatlantik) pronikla jmenovitě v Evropě dál k severu od svých předpokladatelných disjunktivně rozložených glaciálních refugii. V posledních asi 100 letech lze pozorovat a často spolehlivě doložit další její migraci, silně odrážející přímé nebo nepřímé vlivy činnosti člověka.

Pojednání si přímo nevšímá otázek rozšíření a migrace *C. glabra* na našem území, neboť této problematice je věnována připravovaná samostatná studie.

LITERATUR

- AICHINGER E. (1967): Pflanzen als forstliche Standortsanzeiger. — Wien.
- BECK G. (1890—93): Flora von Nieder-Oesterreich. — Wien.
- BELDIE A. (1967): Flora și vegetația Munților Bucegi. — București.
- CHASSAGNE M. (1957): Flora d'Auvergne. Vol. 2. — Paris.
- COUTINHO A. X. P. (1900): As Rubiaceas de Portugal. — Bol. Soc. Broter., Coimbra, 17 : 7—41.
- (1939): Flora de Portugal. — Lisboa.
- DALLA-TORRE K. W. et L. SARNTHEIN (1912): Flora von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein. Vol. 6/3. — Innsbruck.
- DEGEN A. (1938): Flora Velebitica. Vol. 3. — Budapest.
- DEMORTIER H. (1886): Une plante nouvelle pour la flora Parisienne. — Bull. Soc. Bot. France, Paris, 33 : 519—520.
- DOMIN K. (1944): Rostlinný kryt Podzvičinska s hlediska geobotanického a floristického. — Rozpravy 2. Tř. Čes. Akad., Praha, 53/39 : 1—72.
- EHRENDORFER F. (1958): Critical notes on Turkish Rubiaceae. — Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 22 (1955—58) : 323—401.
- (1962): Notizen zur Systematik und Phylogenie von *Cruciata* MILL. und verwandten Gattungen der Rubiaceae. — Ann. Naturhist. Mus. Wien 65 (1961) : 11—20.
- (1976): Rubiaceae. — In: Flora Europaea. Vol. 4, p. 36—37. — Cambridge.
- EHRENDORFER F. et F. KRENDL (1974): Notulae systematicae ad Floram europaeam spectantes. XV. Rubiaceae. — Bot. J. Linn. Soc., London, 68 : 267—272.
- FIORI A. et G. PAOLETTI (1903—04): Flora analitica d'Italia. Vol. 3. — Padova.
- FISJUN V. V. (1965): Rubiaceae. — In: Flora Kazachstana. Vol. 8, p. 182—214. — Alma-Ata.
- FOURNIER P. (1961): Les quatres flores de la France . . . — Paris.
- FROEMLING W. (1897): Galium vernum. — Ber. Bayer. Bot. Gesell., München, 5 : 26.
- GLEASON H. A. (1963): Flora of the Northeastern United States and adjacent Canada. Vol. 3. — New York et London.
- GREMLI A. (1889): Excursionsflora für die Schweiz. Ed. 6. — Aarau.
- GRIČUK V. P. (1946): K istorii rastitelnosti evropejskoj časti SSSR v četvertičnom periode. — Trudy Inst. Geogr. AN SSSR, Moskva et Leningrad, 37 : 249—266.
- (1950): Rastitelnost ruskovj ravniny v nižne- i srednečetvertičnoe vremja. — Ibid., 46 : 5—202.
- GROH F. (1964): *Cruciata glabra* (L.) Ehrendf. im Vogtland. — Wiss. Zeitschr. Univ. Halle 13 : 657.
- GROSSGEJM A. A. (1934): Flora Kavkaza. Vol. 4. — Baku.
- (1936): Analiz flory Kavkaza. — Baku.
- (1949): Opredelitel rastenij Kavkaza. — Moskva.
- HÄMET-AHTI L. (1967): *Cruciata laevipes* Opiz and *C. glabra* (L.) Ehrendf. in Finland. — Memor. Soc. F. Fl. Fenn., Helsinki, 43 : 73—77.
- HAYEK A. (1918): in HEGI G., Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Vol. 6/1. — München.
- HENDRYCH R. (1969): Flora Montium Muraniensium. — Acta Univ. Carol., Biol., Praha, 1968 : 95—223.
- (1977): Bemerkungen zur Variabilität von *Cruciata glabra* (Galium vernum). — Preslia, Praha, 49 : 193—201.

- (Ms.): *Cruciata glabra* auf dem Gebiet der Tschechischen Soz. Republik. — In *praeparatione*.
 HESS H. E. et E. LANDOLT (1972): *Flora der Schweiz*. Vol. 3. — Basel.
- HOOKE J. D. (1882): *The flora of British India*. Vol. 3. — London.
- ILJIN M. M. (1941): *Tretičnyje reliktovyje elementy v taežnoj flore Sibiri . . .* — *Mater. Istor. Flory Rastit. SSSR, Moskva et Leningrad*, 1 : 257—292.
 — (1963): *Poliploidija, vidoobrazovanie i migracija*. — *Ibid.*, 4 : 181—238.
- JÄGE H. (1968): *Vorarbeiten zu einer Flora der Dübener Heide und ihrer näheren Umgebung*. — *Verhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, Berlin*, 105 : 52—63.
- JÄGER E. (1969): *Die klimatischen Bedingungen des Areal der Dunklen Taiga und der sommergrünen Breitlaubwälder*. — *Bericht. Deutsch. Bot. Gesell., Stuttgart*, 81 (1968) : 397—408.
- KELLER B. A. (1914): *Po dolinam i goram Altaja*. Vol. 1. — Kazan.
- KLOKOV M. V. (1961): *Rubiaceae*. — In: *Flora Ukrajinskoj RSR*. Vol. 10, p. 90—249. — *Kyživ.*
 — (1963): *Osnovnye etapy razvitija ravninnoj flory evropejskoj časti SSSR*. — *Mater. Istor. Flory Rastit. SSSR, Moskva et Leningrad*, 4 : 376—406.
- KOŽEVNIKOV J. P. et T. V. PLIEVA (1976): *Centralnoevropejskij element Pinežskogo kraja*. — In: *Arealnyje rastenij SSSR*. Vol. 3 : 56—75. — Leningrad.
- KRASNOBOROV I. M. (1976): *Vysokogornaja flora Zapadnogo Sajana*. — *Novosibirsk*.
- KRIŠTOFOVIČ A. N. (1933): *Kurs paleobotaniki*. — Moskva.
- KRYLOV P. (1904): *Flora Altaja*. Vol. 3. — Tomsk.
 — (1939): *Flora Zapadnoj Sibiri*. Vol. 10. — Tomsk.
- KUCOVA I. (1967): *Rubiaceae*. — In: *Flora Polska*. Vol. 11, p. 280—324. — Warszawa et Kraków.
- KUMINOVA A. V. (1963): *Nekotorie voprosy formirovanija sovremenennogo rastitelnogo pokrova Altaja*. — *Mater. Istor. Flory Rastit. SSSR, Moskva et Leningrad*, 4 : 438—461.
- MAEVSKIJ P. F. (1954): *Flora srednej polosy evropejskoj časti SSSR*. Ed. 8. — Moskva et Leningrad.
- MICHAJLOVSKAJA V. A. (1953): *Flora Polesskoj nizmennosti*. — Minsk.
- MINJAJEV N. A. (1961): *O rasprostranenii Galium vernum Scop. (podmarennika vesennogo) v Pskovskoj oblasti*. — *Vestnik Leningrad. Univ. ser. biol., Leningrad*, 1961/9 : 136—140.
- MURR J. (1888): *Wichtigere neue Funde von Phanerogamen in Nordtirol*. — *Oester. Bot. Zeitschr.*, Wien, 38 : 202—206.
- NEJŠTADT M. I. (1957): *Istorija lesov v paleogeografii SSSR v golocene*. — Moskva.
- PAUCA A. et E. I. NYÁRÁDY (1962): *Rubiaceae*. — In: *Flora Republicii Populare Romine*. Vol. 8, p. 524—589. — București.
- POBEDIMOVA E. G. (1958): *Galium*. — In: *Flora SSSR*. Vol. 23, p. 287—381. — Moskva et Leningrad.
- POPOV M. G. (1959): *Flora Srednej Sibiri*. Vol. 2. — Moskva et Leningrad.
- ROTHMALER W. (1972): *Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD*. — Berlin.
- ROUY G. (1903): *Flore de France*. Vol. 8. — Paris.
- SCHINZ H. et R. KELLER (1900): *Flora der Schweiz*. — Zürich.
- SEMONOVA-TJAN-ŠANSKAJA A. M. (1948): *Kornevyje sistemy rastenij subalpinskih lugov Jugosetii*. — *Trudy Bot. Inst. Komar. AN SSSR*, ser. 3, Leningrad, 5 : 89—119.
- SINICYN V. M. (1962): *Paleogeografija Azii*. — Moskva et Leningrad.
 — (1967): *Vvedenie v paleogeografiju*. — Leningrad.
- SOBOLEVSKAJA K. A. (1958): *Osnovnyje momenty istorii formirovanija flory i rastitelnosti Tuvy s tretičnogo vremeni*. — *Mater. Istor. Flory Rastit. SSSR, Moskva et Leningrad*, 3 : 249—315.
- SOKOLOV N. N. (1946): *O položennii granic oledenjenij v evropejskoj časti SSSR*. — *Trudy Inst. Geogr. AN SSSR, Moskva et Leningrad*, 37 : 83—98.
- SOÓ R. (1966): *A Magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve*. Vol. 2. — Budapest.
- STANKOV S. S. et V. I. TALIEV (1949): *Opredelitel vyššich rastenij evropejskoj časti SSSR*. — Moskva.
 — (1957): *Opredelitel vyššich rastenij evropejskoj časti SSSR*. Ed. 2. — Moskva.
- STOJANOV N. et B. STEFANOV (1948): *Flora na Blgarija*. Ed. 3. — Sofija.
- ŠIFFERS E. V. (1951): *K charakteristike rastitelnosti prirodnyh kormovyeh ugodij sev.-zap. časti Kavkaza*. — *Trudy Bot. Inst. Komar. AN SSSR, Ser. 3, Leningrad*, 7 : 181—260.

- VASILJEV V. N. (1946): Zakonomernosti smen rastitelnosti. — *Ibid.*, 2 : 365–406.
- WEBER R. (1975): Zur geobotanischen Stellung des Elstergebirges. — *Sächsische Heimatbl.*, Leipzig, 21 : 93–99.
- WEBER R. et S. KNOLL (1965): Flora des Vogtlandes. — *Museumreihe Plauen*, 29 : 1–204.
- WILLKOMM M. (1870): *Prodromus florae Hispanicae*. Vol. 2. — Stuttgartiae.
- ZÁBORSKÝ J. et ZAHRADNÍKOVÁ (1976): Poznámky k variabilitě a k rozšíření křížatky jarnej *Cruciata glabra* (L.) Ehrendf. — *Biológia*, Bratislava, 31 : 55–61.

Eingegangen am 17. März 1978

Výročí 1978

Jan Slaviček

* 28. 3. 1856 † 2. 10. 1938

Řídící učitel, entomolog a florista. Po absolvování učitelského ústavu v Olomouci učil až do doby, kdy odešel na odpočinek do Litovle, ve svém rodném kraji v severní části Dražanské vrchoviny. V tomto přírodovědecky málo známém kraji se věnoval intenzivnímu výzkumu, především entomofauny (zvláště blanokřídlému hmyzu), v druhé řadě i výzkumu floristickému. Mnoho jeho zajímavých nálezů, hlavně z kraje mezi Milkovem a Litovlí, je zachyceno v botanických pracích V. Spitznera, E. Formánka a J. Podpéry. Samostatně uveřejnil Slaviček pouze jedinou obsáhlejší floristickou práci „Beitrag zur Flora von Mähren. Verzeichnis der in der Umgebung von Littau beobachteten phanerogamen Pflanzen“ (1897). Pro školní sbírky připravoval přírodovědné kolekce a pro učitele pořádal preparátorské kursy. Byl dlouholetým aktivním členem Přírodovědeckého klubu v Prostějově.