
Das atlantische Element in der Lebermoosflora Europas

Jan-Peter Frahm

Abstract: Eighty-five species of liverworts can be attributed to the atlantic element in Europe. These are grouped into tropical species, macaronesian species and species which reach to a different extend from the Macaronesian Islands to the Iberian Peninsula, Brittany, England and Ireland, Scotland, SW-Norway and the Faeroers as well as species which extend to the mountains of Central Europe, and species disjunct with the Himalayas or the east coast of North America. Since many of these species are called as relict species, the origin of these species is discussed and the arguments for and against relicts/long distance dispersal are enumerated. There are many arguments for a relict status but also for long distance dispersal. It can therefore be concluded that both cases are realized in different species.

Einleitung

In Europa gibt es ein distinktes Florenelement von Arten, die auf den Azoren, Madeira, den Kanaren, den Küstengebieten Westeuropas, Irland, Teilen Englands, Schottlands, Südwestnorwegens, den Orkneys, Shetlands und den Faeroer Inseln vorkommen. Ein Teil davon dringt mehr oder weniger weit in die Gebirge Mitteleuropas vor. ein anderer kommt auch in Japan und der nordamerikanischen Westküste vor, ist also nordhemispärisch ozeanisch. Zum Teil sind die Arten nicht nur in Küstennähe sondern auch in den mitteleuropäischen Gebirgen und Alpen vertreten, oder auch im Himalaya (einschl. Yünnan). Ein anderes Element findet sich in den Tropen, überwiegend in den Neotropen aber auch in der Palaeotropis.

Über die Herkunft dieser Arten gibt es nur Vermutungen unterschiedlichster Art. So schreibt Müller (1955 ff.) bei *Bazzania pearsonii*: „In Europa als Relikt früherer Erdperioden“ und bei *Scapania ornithopodioides*: „sie muss als Relikt früherer Erdperioden angesprochen werden“. Frey (in Frey et al. 2006) apostrophiert viele Arten als „relict species“. Welche Erdperioden das sind oder von welcher Flora die Relikte sind, wird nicht geschrieben, so dass die Aussage sehr vage ist. Es stellt sich dann die Frage, ob es wirklich Relikte sind oder nicht Resultate von Fernverbreitung. Fernverbreitung, selbst transkontinentale, spielt bei Moosen eine große Rolle, man vergleiche die Vorkommen pantropischer Arten wie *Hyophila involuta*, *Calymperes erosum*, *Trematodon longicollis*, *Anacolia laevisphaera* oder das neotropische *Heterophyllum affine* in Europa. Genauso sind nordamerikanische Arten wie *Claopodium whippleanum*, *Orthotrichum flowersii*, *Anacolia menziesii*, *Bryum miniatum* und viele andere lokal in Europa vertreten, so dass der Verdacht auf Fernverbreitung besteht.

Eine Klärung des Problems kann nur durch phylogeographische Molekularstudien erbracht werden, die dringend erwünscht sind und für die hier die Fragestellungen aufgezeichnet werden. Die genetischen Distanzen zwischen den Sippen geben dann Aufschluss über ihre Verwandtschaft d.h. den Zeitraum der Trennung. Diese kleine Studie wird auch keine Antwort auf die Frage der Herkunft der Arten geben können, jedoch eine Bestandsaufnahme und eine Abwägung von Argumenten.

Bestandsaufnahme

Als Grundlage der Auswertung dienten exemplarisch die europäischen Lebermoosarten, wie sie bei Frey et al. (2006) angeführt sind. Nähere Verbreitungsangaben wurden weiteren Florenwerken (Damsholt 2002, Müller 1955 ff.) entnommen. Lebermoose sind unter dem atlantischen Florenelement besonders artenreich und repräsentativ. Die Arten wurden einer Unterteilung nach Artealtypen unterzogen.

Eine allerdings gröbere Einteilung hatte schon Ratcliffe (1968) vorgenommen. Er klassifizierte die Arten in northern atlantic (W-Schottland und SW-Norwegen), widespread, southern atlantic (iberische Halbinsel und Makaronesien) sowie mediterran-atlantisch. Letztere sind hier nicht aufgenommen.

Vielfach ist auch die Artabgrenzung widersprüchlich. So hält man in England *Herbertus hutchinsiae* nicht mit *H. aduncus* für identisch und *H. borealis* nicht mit *H. delavayi* (Bell & Long 2002). Sie wären dann europäische Endemismen und nicht Disjunktionen. Früher hielt man *Plagiochila solmsii*, *sharpii*, *allorgei* und *dubia* für makaronesische Endemismen, welche sich mit den neuweltlichen *papillifolia*, *retrorsa*, *longispina* und *virginica* als identisch herausgestellt haben. Insgesamt erwiesen sich 85 Lebermoosarten als dem atlantischen Florenelement zugehörig. Sie können folgendermaßen gruppiert werden:

1. Atlantisch-tropisch verbreitete Arten

Nach dem Stand von Frahm (1995) kommen 142 Arten von Laubmoosen sowohl in Europa als auch dem tropischen Afrika vor, das sind 6% der afrikanischen und 13% der europäischen Laubmoosflora. Ferner sind 146 Laubmoosarten in Europa als auch der Neotropis vertreten. Dazu gehören unterschiedlichste Florenelemente, Kosmopoliten, alpine Arten, aber auch atlantische Arten wie *Campylopus shawii*, *Fissidens serrulatus* u.a. Die meisten Arten sind temperate holarktische Arten, die über die N-S verlaufende Gebirgskette nach Mittel- und Südamerika eingewandert sein dürften.

Für Lebermoose liegen keine genauen Daten vor; sie dürften aber ähnlich sein.

Die Anzahl tropischer Elemente erhöht sich noch ständig, da immer mehr als endemisch für Makaronesien oder einzelne Inselgruppen angesehene Arten sich als Synonyme von neotropischen herausstellen.

Zu dem atlantisch-tropischen Element gehören:

Adelanthus decipiens
Adelanthus lindenbergianus
Aphanolejeunea azorica
Aphanolejeunea microscopica
Aphanolejeunea sintenisii
Cephalozia crassifolia (hibernica)
Cephaloziella granatensis
Colura calyptrifolia
Drepanolejeunea hamatifolia
Frullania ericoides
Jamesoniella rubricaulis
Jungermannia callithrix
Lejeunea eckloniana

Lejeunea flava
Lejeunea ulicina
Lepidozia cupressina
Lepidozia stuhlmannii
Metzgeria leptoneura
Mnioloma fuscum
Odontoschisma prostratum
Plagiochila bifaria
Plagiochila exigua
Plagiochila heterophylla
Plagiochila longispina
Plagiochila retrorsa
Plagiochila stricta
Radula nudicaulis
Teleranea europaea (nematodes)

Die meisten Arten gehören zum neotropischen Florenelement, der kleinere Anteil zum palaeotropischen.

2. Makaronesische Arten

Nach dem heutigen Stand des Wissens sind „nur“ noch 15 Arten endemisch auf den Makaronesischen Inseln:

Aphanolejeunea madeirensis (A,M)
Bazzania azorica (A)
Cheilolene cedercreutzii (A)
Cololejeunea schaeferi (M,K)
Frullania polysticta (M,K)
Frullania sergiae (M)
Heteroscyphus denticulatus (A,M,.K)
Lejeunea canariensis (M,K)
Leptoscyphus azoricus (A)
Porella inaequalis (M)
Radula jonesii (M,K)
Radula wichurae (A,M,K)
Teleranea azorica (A,K)
Thylimantus azoricus
Thylimanthus maderensis

Dabei kann es sich um Relikarten handeln, die Europa im Tertiär besiedelt haben, oder um Synonyme noch nicht verifizierter tropischer Arten.

Fünfundvierzig der 85 insgesamt Arten d.h. etwas mehr als die Hälfte kommen auch auf den Azoren vor, 48 Madeira, 32 auf den Kanaren. Von diesen kommen 27 auch in den Tropen vor, das sind alle außer *Adelanthus lindenbergianus*.

Die folgenden Arten kommen nur außerhalb der Makaronesischen Inseln vor:

Adelanthus lindenbergianus
Anastrophyllum alpinum
Anastrophyllum assimile (reichardtii)
Anastrophyllum donnianum
Anastrophyllum joergensenii
Bazzania pearsonii
Douinia ovata
Frullania parvistipula
Herbertus aduncus hutchinsiae
Herbertus stramineus
Lepidozia pearsonii
Mastigophora woodsii

Plagiochila carringtonii
Plagiochila heterophylla
Plagiochila punctata
Pleurozia purpurea
Scapania nimbosa
Scapania ornithopodioides
Sphenolobopsis pearsonii
Tetralophozia filiformis

3. Westküste Europas

3a. Iberische Halbinsel

Von den atlantischen Arten mkommen die folgenden auf der der Iberischen Halbinsel vor:

Adelanthus decipiens
Aphanolejeunea microscopica
Cephalozia crassifolia (hibernica)
Cephaloziella granatensis
Douinia ovata
Drepanolejeunea hamatifolia
Frullania azorica
Frullania microphylla
Frullania teneriffae
Harpalejeunea molleri
Lejeunea eckloniana
Lejeunea mandonii
Lejeunea patens
Lejeunea ulicina
Lepidozia cupressina
Lophocolea fragrans
Plagiochila bifaria
Plagiochila exigua
Plagiochila spinulosa
Porella canariensis
Porella pinnata
Radula aquilegia
Radula carringtonii
Radula holtii
Saccogyna viticulosa
Scapania gracilis
Teleranea europaea (nematodes)
Tetralophozia filiformis

Davon kommen nur *Douinia* und *Tetralophozia filiformis* (die in Asturien ihr einziges europäisches Vorkommen hat) nicht auf den makaronesischen Inseln vor.

3b. Bretagne

Bis in die Bretagne reicht das Vorkommen folgender Arten:

Adelanthus decipiens
Aphanolejeunea microscopica
Colura calyptrifolia
Douinia ovata
Frullania teneriffae
Harpalejeunea molleri
Jubula hutchinsiae
Lejeunea eckloniana

Lejeunea patens
Lejeunea ulicina
Lepidozia cupressina
Lophocolea fragrans
Plagiochila bifaria
Plagiochila exigua
Plagiochila heterophylla
Plagiochila spinulosa
Saccogyna viticulosa
Scapania gracilis

3c. Irland

Bis Irland reichen:

Acrobolbus wilsonii
Adelanthus decipiens
Adelanthus lindenbergianus
Aphanolejeunea microscopica
Bazzania pearsonii
Cephalozia crassifolia (hibernica)
Douinia ovata
Drepanolejeunea hamatifolia
Frullania teneriffae
Harpalejeunea molleri
Herbertus aduncus hutchinsiae
Jubula hutchinsiae
Lejeunea eckloniana
Lejeunea flava
Lejeunea hibernica
Lejeunea mandonii
Lejeunea patens
Lejeunea ulicina
Lepidozia cupressina
Lepidozia pearsonii
Leptoscyphus cuneifolius
Lophocolea fragrans
Mastigophora woodsii
Metzgeria leptoneura
Plagiochila bifaria
Plagiochila carringtonii
Plagiochila exigua
Plagiochila heterophylla
Plagiochila spinulosa
Pleurozia purpurea
Porella pinnata
Radula aquilegia
Radula carringtonii
Radula holtii
Radula voluta
Saccogyna viticulosa
Scapania gracilis
Scapania nimbosa
Scapania ornithopodioides
Sphenolobopsis pearsonii
Teleranea europaea (nematodes)

3d. England/Schottland

In England und Schottland beträgt der Anteil an atlantischen Lebermoosen 40 Arten.

Ein Teil der Arten ist auf Schottland beschränkt:

Mastigophora woodsii
Metzgeria leptoneura
Plagiochila carringtonii
Pleurozia purpurea
Radula aquilegia
Radula carringtonii
Scapania nimbosa
Sphenolobopsis pearsonii

Der Anteil tropischer Vertreter sinkt nach Norden und in England und Schottland kommen von diesen nur noch *Lejeunea ulicina* und *cupressina* sowie *Metzgeria leptoneura* und *Plagiochila bifaria* vor.

3e. SW-Norwegen

Sechszwanzig der Arten reichen in ihrer Verbreitung bis Südwestnorwegen

Anastrophyllum alpinum
Anastrophyllum assimile (reichardtii)
Anastrophyllum donnianum
Anastrophyllum joergensenii
Douinia ovata
Harpalejeunea ovata
Herbertus aduncus hutchinsiae
Herbertus delavayi (borealis)
Herbertus stramineus
Lejeunea patens
Lejeunea ulicina
Lepidozia cupressina
Lepidozia pearsonii
Leptoscyphus cuneifolius
Lophocolea fragrans
Metzgeria leptoneura
Plagiochila exigua
Plagiochila punctata
Plagiochila spinulosa
Pleurozia purpurea
Porella obtusata
Radula aquilegia
Saccogyna viticulosa
Scapania nimbosa
Scapania ornithopodioides
Sphenolobopsis pearsonii

Es sind nur wenige Arten tropischer Herkunft dabei (*Metzgeria leptoneura*, *Plagiochila exigua*, *Microlejeunea ulicina*). Ungefähr die Hälfte dieser Arten kommt nicht auf den Makaronesischen Inseln vor. Das sind offenbar kühl-gemäßigte Arten wie *Anastrophyllum* spp., *Scapania* spp., *Douinia* und *Herbertus* spp.

Dazu gehört neuerdings auch das erst kürzlich beschriebene *Herbertus norenius* (Bell & Long 2012), welches nur aus SW-Norwegen und den Shetlands vorkommt. Obgleich die englische Bezeichnung „Viking Prongwort“ suggeriert, dass die Wikinger die Art von Norwegen mitgebracht haben, kommt doch nur die umgekehrte Besiedlungsrichtung in Frage, da Norwegen vergletschert war und aufgrund der steilen Küste und weit ins Meer reichenden Gletscher kein nennenswertes „Vorland“ während der Eiszeit existierte, anders als westlich der Britischen Inseln.

Von diesen Arten muss man annehmen, dass sie fernverbreitet wurden, da dieser Teil Norwegens voll vergletschert war (auch keine Refugien hatte), wie aus der Glazialmorphologie hervorgeht, das Land während der Eiszeiten größtenteils unter dem Meeresspiegel lag und auch nicht durch Wanderungen über Land besiedelt werden konnte, da Norwegen durch die 4000 m tiefe Kattegat-Rinne von den nächsten Vorkommen in Schottland getrennt war. Diese Feststellung ist erheblich, weil sie ein wichtiges Argument für die Funktionsfähigkeit von Fernverbreitung ist.

3f. Faeroer

Bis zu den Faeroer Inseln reichen:

**Acrobolbus wilsonii*
Anastrophyllum alpinum
Anastrophyllum donnianum
 **Aphanolejeunea microscopica*
Douinia ovata
 **Frullania teneriffae*
Harpalejeunea molleri
Herbertus aduncus hutchinsiae
Herbertus stramineus
Lejeunea patens
 **Mastigophora woodsii*
Metzgeria leptoneura
 **Plagiochila carringtonii*
Plagiochila spinulosa
Pleurozia purpurea
Radula aquilegia
Saccogyna viticulosa
Scapania gracilis
Scapania ornithopodioides
Sphenolobopsis pearsonii

Die Liste ist ähnlich der bis Norwegen verbreiteten Arten aber etwas umfangreicher, nur die mit * bezeichneten Arten kommen nicht in Norwegen vor.

4. Himalya-Disjunktionen

Fünfzehn Arten kommen sowohl an der Westküste Europas als auch im Osthimalaya vor. Das sind:

Anastrophyllum alpinum
Anastrophyllum assimile (reichardtii)
Anastrophyllum donnianum
Anastrophyllum joergensenii
Frullania parvistipula
Herbertus delavayi (borealis)
Herbertus sendtneri
Jungermannia callithrix
Mastigophora woodsii
Plagiochila carringtonii
Pleurozia purpurea
Radula aquilegia
Scapania nimbosea
Scapania ornithopodioides
Tetralophozia filiformis

Nur wenige Arten davon kommen auch auf den Makaronesischen Inseln vor (*Jungermannia callithrix*, *Radula aquilegia*). Nur *Anastrophyllum assimile*, *A. donnianum*, *Herbertus sendtneri* und *Frullania parvistipula* sind auch in den Alpen vorhanden. Die beiden *Anastrophyllum* Arten

als auch *Pleurozia purpurea* und *Mastigophora woodsii* treten zudem an der Westküste Nordamerikas auf. *Tetralophozia filiformis* kommt außer im Himalaya, China, Japan, Alaska und British Columbia in Europa nur in Kantabrien auf. Diese Gruppe ist also keinesfalls homogen. Da der Osthimalaya mit Bhutan und Yunnan nicht von den Eiszeiten beeinflusst war, dort Arten persistiert haben, was auch bei den Phanerogamen diese Gegend zu einem hot spot gemacht haben, könnte dieses Gebiet tertiärer Relikte aber auch der Ausgangspunkt der späteren weiteren Besiedlung (z.B. der Alpen) gewesen sein. Inwieweit die Vorkommen an der Westküste Europas ebenfalls Relikte sind oder spätere Ansiedlungen, bleibt offen. Diese Arten sind eigentlich eher nordhemisphärische Oreophyten, die auch (im westlichen Nordamerika und Europa) an der Küste vorkommen. Außerdem ist die Abgrenzung zu globalen Oreophyten schwierig. Das Laubmoos *Hedwigidium imberbe* gehört dazu, welches sich in Europa „atlantisch“ verhält.

5. Atlantisch-hochmontan

sind z.B.

Anastrepta orcadensis

Anastrophyllum donnianum

Herbertus sendtneri

Lepidozia pinnata

Microlejeunea ulicina

Mylia taylori

Nardia compressa

Diesen Verbreitungstyp findet man auch bei Flechten, z.B. *Lobaria scrobiculata*. Die Disjunktion Meeresküste – hochmontane Bereiche ist eigentlich nur auf eine holozäne sekundäre Fernverbreitung ins Gebirge denkbar, da die Standorte im Inneren Europas im Glazial zumeist vergletschert waren. Befremdlich wirkt diese Disjunktion, weil die hochmontanen Lagen im Inneren Europas winterkalt und frostreich sind, was den Klimaansprüchen sogenannter atlantischer Arten zu widersprechen scheint. Daraus ist zu schließen, dass der prägende Klimafaktor dabei die hohe Humidität ist (hohe Niederschläge in Verbindung mit geringen Temperaturen, geringer Verdunstung). Die Auswahl der Arten wirft die Frage auf, ob es sich dabei um frosttolerante Arten handelt oder ob andere Arten nicht die Chance auf eine Ausbreitung in diese Regionen gehabt haben.

6. Amphiatlantische Arten

sind Arten, die an der Ostküste Nordamerikas (besonders in den Appalachen) und der Westküste Europas vorkommen, Dazu gehören *Porella pinnata*, *Radula voluta*, *Plagiochila virginica* u.a. unter den Laubmoosen z.B. *Sphagnum pylaisii*. Jedoch gehören auch viele neotropische Arten dazu, die auch am Rand der Appalachen und wieder in Westeuropa vorkommen. Die Areale können entweder durch das Aufbrechen des Atlantiks voneinander getrennt worden sein oder auch später (noch im Holozän) durch die Westwindzone aus Nordamerika gekommen sein. Schuster (1984) verweist auf die unterschiedlichen Geschlechtsverhältnisse in den Teilarealen, was für Relikte spricht.

Relikt oder Fernverbreitung?

Bei den atlantischen Moosen stellt sich die Frage, ob es sich (a) um Relikte aus dem Vor-Quartär oder (b) rezente Fernverbreitungen, vornehmlich im Holozän handelt.

a. Die Arten gehörten zu einem Bestand tropischer Arten, die im Tertiär unter den damaligen tropischen Klimabedingungen auch in Europa vertreten waren. Sie haben von Europa aus Makaronesien besiedelt und haben dort die Eiszeiten überdauert, weil diese Inseln unter dem Einfluss des Atlantiks nicht den pleistozänen Klimaschwankungen unterlagen.

Die Arten, die zudem an der Westküste Europas vorkommen, können dort in küstennahen Lagen die Eiszeiten überdauert haben oder sich im Postglazial von Makaronesien dorthin ausgebreitet haben. Diese Relikt-Hypothese ist speziell bei Arten anwendbar, die in Europa in sterilen Populationen vorkommen. Ein Beispiel ist *Leptoscyphus cuneifolius*: “only female plants are known from Europe, whereas both male and female plants occur in South America” (Damsholt 2002). Dasselbe gilt für *Plagiochila exigua*, welches in Europa nur von männlichen, im östlichen Nordamerika nur von weiblichen Pflanzen bekannt ist, die vermutlich synonyme *P. bidens* aus den Neotropen ist dort in beiden Geschlechtern und mit Sporophyten vertreten (Damsholt 2002). Man kann jedoch genauso gut für eine Fernverbreitung argumentieren, wenn zufällig männliche Sporen nur nach Europa und nur weibliche nach Nordamerika gelangt sind. Damsholt (2002) scheint der Relikthypothese anzuhängen, wenn er in der Kapitelüberschrift „atlantic relicts“ schreibt.

b. Die Arten sind im Laufe des Postglazials aus den Tropen nach Westeuropa verfrachtet worden.

Argumente pro Reliktstatus

1. Einige von Makaronesien beschriebene Arten gelten als mit tropischen Arten nah verwandt (z.B. *Lejeunea canariensis* – *Lejeunea laetevirens*). Wenn dies richtig ist, hätten sie eine genetische Distanz, die nur durch lang dauernde Trennung erworben worden sein kann. Das wären dann Nachkommen tropischer Arten, die in Europa im Tertiär vorhanden waren, dort nur auf den Makaronesischen Inseln überdauert haben, keine Genaustausch mehr mit den Tropen hatten und nah verwandte Arten gebildet haben, ähnlich wie viele Phanerogamen, die Makaronesien nach der Entstehung der Inseln besiedelt haben und sich dann zu eigenen Arten weiterentwickelt haben.
2. Die tropischen Arten können unter dem heute herrschenden Passatregime nicht nach Europa, zumindestens nicht nach Makaronesien gelangt sein, da die NE-Passate einer Windverbreitung entgegen stehen.
3. Arten, die in der Nordhemisphäre nur in Makaronesien vorkommen, können Relikte der europäischen Tertiärflora sein. Auch wenn sie sich in der Kürze der Zeit (4-40 Mio Jahre) dort entwickelt hätten, stammten sie von fossilen Reliktarten ab.
4. Manche Arten (*Scapania gracilis*, *Plagiochila bifaria*, *Lophocolea fragrans*, *Harpalejeunea molleri*, *Saccogyna viticulosa*, *Marchesinia mackayii*) haben isolierte Einzelstandorte im Mittelmeergebiet, welche Refugiencharakter tragen.
5. Fossilien sind der sicherste Beweis für Relikte. Sie sind bei Moosen doch generell (mit Ausnahme von pleistozänen Torfen) selten. Das Vorkommen eines *Echinodiums* in baltischem Bernstein (Frahm 2010) sowie *Andoa bertholetiana* im Tertiär Sachsens (Frahm et al. 2007) belegen jedoch den Fall von Relikten ehemals auf dem Festland Europas vertretener Arten in Makaronesien.
6. Die Tatsache, dass auf Makaronesien endemische Arten vorkommen, lassen schließen, dass diese als Relikte zu interpretieren sind (sofern sie sich nicht mit tropischen als identisch herausstellen).

Argumente contra Reliktstatus

1. Ein großer Teil der selbst in Makaronesien vorkommenden Arten kommt bis auf die Faeroer Inseln vor, die mit Island ebenfalls zu den Vulkaninseln des mittelatlantischen Rückens gehören. Da hier nie eine Landverbindung bestand, können sie nur durch Fernverbreitung dahin gekommen sein.
2. Ein weiterer Teil der Arten kommt in Südwestnorwegen vor. Dort besiedeln sie die Fjordregion (ertrunkene Gletschertäler). Von den nächsten Vorkommen in Schottland war

- en diese immer durch den Kattegat-Graben getrennt, müssen dorthin also fernverbreitet sein.
3. Ein Teil der atlantischen Arten (z.B. *Douinia ovata*, *Lepidozia pinnata*, *Anastrepta orcadensis*, *Microlejeunea ulicina*, *Pallavicinia lyellii*) kommt in Mitteleuropa vor, teilweise auch in ehemals vergletscherten Gebieten (z.B. *Anatrophylum donnianum* in der Tatra), müssen sich dorthin also sekundär fernverbreitet haben.
 4. *Plagiochila heterophylla* ist eine neotropische Art, welche in Großbritannien, Irland und in der Bretagne vorkommt, aber nicht in Makaronesien. Ein Reliktstatus in diesen Gebieten ist weniger wahrscheinlich als auf den (nie vergletscherten) Makaroneischen Inseln.
 5. *Anatrophylum assimile* kommt u.a. auch in stark isolierten Vorkommen auf dem Mt. Kinabalu in Borneo vor, *Pleurozia purpurea* und auf Hawaii, zeigen damit ein großes Fernverbreitungspotential.
 6. *Lepidozia pearsonii*, endemisch in Westeuropa, kommt auch im (ehemals vergletscherten) Lüttauen vor.
 7. Die Tatsache, dass Arten in noch vor nicht langer Zeit am Ende des Pleistozäns vereisten Gebieten vorkommt, lässt auf Fernverbreitung schließen. Das betrifft besonders Arten, die nicht nur entlang der Westküste Europas sondern auch in den Alpen (z.B. *Herbertus*, *Anatrophylum*) vorkommen.
 8. *Anatrophylum donnianum* ist eine sterile (oder unisexuelle) Art ohne Brutkörper, die demnach eigentlich nicht zur Fernverbreitung geeignet ist. Sie kommt aber in Norwegen vor, wo sie nur auf diese Weise hingelangt sein kann.
 9. In der Regel wird sterilen Arten eine Fernverbreitungsmöglichkeit abgesprochen und sie für Kandidaten für die Relikthypothese gewertet. Einige Fälle sind praktisch Schlüssel zur Erklärung. Bei *Anatrophylum donnianum* sind „Sporogon und Brutkörper unbekannt“ (Müller 1955 ff.). Wie kann es dann sein, dass die Art in Sikkim, in Yünnan, auf den Faeroern, in Schottland, Norwegen und der Tatra vorkommt? Dabei sind alle europäischen Standorte vor 15.000 Jahren noch vergletschert gewesen. Standorte in Schottland liegen in Karen 1000 m hoch. Einen ähnlichen Fall hat man bei dem Laubmoos *Dicranodontium subporodictyum* (steril, aber in China, British Columbia und Schottland). Zu verstehen wäre noch, wenn solche Arten in Teilarealen fertil wären, von denen aus andere, klimatisch zusagende Gebiete besiedelt wurden. Würde man Fernverbreitung von Fragmenten ausschließen, müsste man argumentieren, dass die Art in früheren Zeiten Sporen gebildet hat. Das müsste dann aber in den letzten 10000 Jahren gewesen sein, da zuvor die Standorte wegen Vereisung hier nicht besiedelbar waren.
 10. Es gibt es Europa definitiv tropische Arten (vgl. Einleitung), deren Vorkommen nur durch Fernverbreitung erklärt werden kann. Wenn diese in Europa nur lokal auftretenden Arten fernverbreitet wurden, stellt sich die Frage, inwieweit nicht auch viele atlantisch verbreitete Arten oder zudem noch andere in den Tropen vorkommenden Arten (z.B. *Campylopus flexuosus*, *C. fragilis*, *Leptodontium flexifolium*) die Eiszeiten nicht in Refugien in Europa überdauert haben sondern sich später nach der Eiszeit angesiedelt haben, was theoretisch genauso möglich wäre.

Folgerungen

Aufgrund der vorgebrachten Argumente lässt sich die Frage nach Tertiärrelikten im atlantischen Raum Europas nicht generell beantworten. Es gibt überzeugende Antworten für beide Hypothesen. Speziell zwingende Einzelfall-Argumentationen („Totschlagargumente“) belegen, dass es Fernverbreitung zumindestens von Schottland nach Norwegen, von der Küstenregion in die Alpen und vom Himalaya in die Alpen gegeben hat. Auf der anderen Seite belegt zumindestens die

fossile Evidenz von *Andoa bertholetiana* den Reliktcharakter und es liegt nahe, die makaronesischen Endemismen als Relikte aufzufassen. Für einen Großteil der Arten, speziell der entlang der Westküste Europas vorkommenden, bleibt die Frage offen und ließe sich erst molekular lösen.

Untersuchungen zu den genetischen Distanzen von Moosarten in unterschiedlichen Teilen des Areals gibt es bisher nur wenige. Sie basieren auf wenigen Einzelfällen und können daher nicht verallgemeinert werden. Vanderpoorten et al. (2008) untersuchten Sequenzen aus dem Chloroplastgenom von Sippen der *Grimmia montana* von den Makaronesischen Inseln und verglichen diese mit weltweit anderen Herkünften. Dabei ergaben sich nur sehr geringe Unterschiede. Dies wird eher auf Fernverbreitung und den dadurch verbundenen Genaustausch zurückgeführt als auf Plattentektonik. In letzteren Fall müsste man extrem geringe Evolutionsraten bei Moosen unterstellen. Das Argument Fernverbreitung wird dadurch unterstützt, dass die Population auf den Kanarischen Inseln ist näher mit denen aus Südafrika und Südwesteuropa verwandt ist und die von Madeira eher mit Nordamerika.

Stech et al. (2007) untersuchten die genetischen Bezüge der *Campylopus*-Populationen auf Madeira. Dabei gab es wesentliche Bezüge zu den Neotropen z.B. bei *Campylopus fragilis* und *C. pilifer*, als auch zu Kontinentaleuropa und in geringerem Umfang zu Afrika. Es gibt Evidenz dass *C. pilifer* sowohl aus den Neotropen als auch den Palaeotropen und Frankreich nach Madeira gekommen ist, wobei die genetischen Distanzen nach Südamerika am größten und nach Frankreich am geringsten sind und Rückschlüsse auf den Zeitpunkt der Besiedlung geben. Man könnte vorsichtig argumentieren, dass dann die neotropischen Lebermoose auf den Makaronesischen Inseln mit derselben Besiedlungswelle gekommen sind. Jedenfall ist in diesem Fall ein Reliktstatus ausgeschlossen.

Literatur

- Bell, D., Long, D. 2012. European *Herbertus* and the "Viking Prongwort". *Field Bryology* 106: 3-14.
- Damsholt, K. 2002. *Illustrated Flora of Nordic Liverworts and Hornworts*. Lund.
- Frahm, J.-P. 1995. Correlations between the European, tropical African and tropical American Moss Flora. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 40: 235-250.
- Frahm, J.-P. 2010. *Die Laubmoosflora des Baltischen Bernsteinwaldes*. Weißdorn-Verlag Jena 101 S.
- Frahm, J.-P., Preußing, M., Jechorek, H. 2007. Laubmoose (Bryophyta, Bryopsida) aus dem Miozän der Oberlausitz (Sachsen, Deutschland). *Stuttgarter Beiträge Serie B* 367, 23 S.
- Frey, W. et al. 2006. *The Liverworts, Mosses and Ferns of Europe*. Martins (Harley Books).
- Müller, K. 1955 ff. *die Lebermoose Europas*. Leipzig.
- Ratcliffe, D.A. 1968. An ecological account of Atlantic bryophytes in the British Isles. *New Phytologist* 67:365-439.
- Schuster, R. M. 1984. Phytogeography of the Bryophyta. pp. 463 ff. in R.M. Schuster (ed.) *New Manual of Bryology*. Nichinan.
- Stech, M., Stech, M., Sim-Sim, M., Frahm, J.-P. 2007. *Campylopus* (Leucobryaceae, Bryopsida) on Madeira Island – Molecular relationships and biogeographic affinities. *Nova Hedwigia Beiheft* 131: 91-100.
- Vanderpoorten, A., Devos, N., Goffinet, B., Hardy, O.J., Shaw, J.A. 2008. The barriers to oceanic island radiation in bryophytes: insights from the phylogeography of the moss *Grimmia montana*. *J. Biogeogr.* 35: 654-663.

Online 17.8.2012

ARCHIVE FOR BRYOLOGY 141 (2012)