
Zur Herkunft der alpinen Moosarten

Jan-Peter Frahm

Zusammenfassung: Der Ursprung alpiner Moosarten in Europa ist nicht genau bekannt. Zur Klärung werden Hypothesen älterer Bryologen wie Herzog oder Gams diskutiert. Die Gruppe der alpinen Arten ist inhomogen und besteht aus wenigen alpinen Endemiten, deren Ursprung im Dunkeln liegt. Da sie sich kaum nach dem Rückgang des Eises innerhalb 10.000 Jahren gebildet haben dürften, könnte es sich um Arten handeln, die noch in anderen Teilen der Welt vorkommen. Die meisten Arten gehören sind arktisch-alpin verbreitet. Für sie werden drei Hypothesen diskutiert. Ein größerer Teil von Arten gehört zu weltweit verbreiteten Oreophyten, die z.B. auch im Himalaya und zum Teil in den tropischen Hochgebirgen vorkommen. Sie können nur durch Fernverbreitung in die Alpen gelangt sein.

Abstract: The origin of alpine bryophyte species in Europe is not really known. For that reason hypotheses of earlier bryologists such as Herzog or Gams are discussed. The group of alpine bryophytes is inhomogenous and consists of few endemic species, which can hardly be originated after the retreat of the ice 10.000 years b.p. and are presumably species which occur elsewhere in the world. Most species are distributed arctic-alpine, for which three different hypotheses are discussed. A mayor part belongs to worldwide distributed oreophytes, which are also found in the Himalaya and tropical mountains. They can have reached the Alps only by long distance dispersal.

Einleitung

Eines der interessantesten obgleich ungelösten Probleme in der Pflanzengeographie ist die Herkunft der alpinen Arten. Das gilt für alle Arten, Moose, Flechten oder Höhere Pflanzengruppen, weil sie keine getrennten Historien haben, sondern als Teile eines Ökosystems auch dessen Geschichte teilen. Dieser Beitrag kann zur Problemlösung keinen Beitrag geben, aber das Augenmerk auf solche latenten Probleme werfen, weil sie von der Wissenschaft, die sich in ganz andere Dimensionen entwickelt, abgehakt sind, aber auch, weil Ansätze zur Problemlösung fehlen. Zudem wird es heute nicht mehr akzeptiert, Hypothesen zu diskutieren, sondern nur noch beweisbare Tatsachen.

Daher stehen auch in den Lehrbüchern nur das, was man weiß. Das, was man nicht weiß, wird nicht erwähnt. Dazu gehört die Herkunft der alpinen Arten. Schofield (1985) stellt sich die Frage nicht („alpine“ Arten gibt es ja auch in Nordamerika), in Shaw & Goffinet (2000) wird erwähnt, dass es arktisch-alpine Arten gibt, nicht aber woher sie kommen, Vanderpoorten & Goffinet (2009) setzen andere Schwerpunkte. In der wohl ausführlichsten und umfangreichsten Darstellung

der Bryogeographie in der letzten Zeit behandelt Schuster (1984) nur die arktischen Arten, deren Herkunft er in den eisfreien Gebieten nördlich des Eisschildes vermutet, nicht aber die alpinen Arten. Auch ich (Frahm 2001) habe nur vermerken können, dass „über deren Herkunft nichts bekannt ist“.

Mit dem Problem der Herkunft alpiner Moosarten haben sich hingegen früher schon Herzog (1926) und Gams (1955) befasst.

Hypothesen

Herzog (1926) machte generell mehr Ausführungen über die Arealgestalt und nur selten über über die Arealentstehung. Anders als sein Zeitgenosse Irmischer hielt er sich auch ganz aus der Anwendung der Kontinentalverschiebungstheorie auf Moose heraus, die zehn Jahre zuvor von Wegener postuliert wurde, aber in der Wissenschaft lange keine Unterstützung bekam.

Bei den alpinen Moosen unterscheidet er

1. die borealen Oreophyten,
2. das arktisch-alpine ¹ Element und
3. die alpinen Endemismen.

Diese Einteilung ist insofern sehr sinnvoll, als es keine rein alpinen Moosarten gibt, sondern Gruppen unterschiedliche Herkünfte, unterschiedliche Florengeschichten haben.

1. Herzog versteht jedoch unter borealen Oreophyten Arten, die in der ganzen Holarktis im alpinen Bereich vorkommen.. Als Beispiele nennt er *Oreoweisia*, *Oreas*, *Pleuroweisia*, *Stylostegium*, *Anoetangium*, *Molendoa*, *Timmia*, *Didymodon giganteus*, *Plagiotheciella pilifera* etc. Wo sie entstanden sind, bleibt bei Herzog offen.

Der Ausdruck ist sehr missverständlich, boreale Arten sind eigentlich Waldarten, der boreale Gürtel ist ein Waldgürtel. Sie gehören nicht direkt in unsere Fragestellung. Holarktische Oreophyten wäre treffender. Wie überhaupt der viel benutzte Ausdruck boreo-alpin besser boreo-montan heißen sollte.

2. Zum arktisch-alpinen Element zählt er *Catocopium*, *Orthotrichum Killiasii*, *Orthothecium chryseum* und *strictum*, *Encalypta rhabdocarpa*, *Dicranoweisia crispula*, *Arctoa fulvella*, *Grimmia mollis* etc. Er versteht sie nur mit dem Nebensatz „deren Herkunft nicht feststeht“.

Die Unterscheidung zwischen borealen Oreophyten und arktisch-alpinen Arten wird jedoch nicht nicht klar. Wieso gehört *Oreas* als hochalpine Art, die in den Alpen und auf Spitzbergen vorkommt (war damals vielleicht nicht bekannt) zu den borealen Oreophyten und *Calliergon sarmentosum* zu den arktisch-alpinen Arten?

3. Die alpinen Endemiten ² werden von Herzog überschätzt, nach ihm haben die Alpen „eine ansehnliche Zahl von Endemismen hervorgebracht“. Als Beispiele führt er an: *Schisma sendtneri*, *Cephaloziella intergerrima* und *obtusa*, *Riccia Breidlerii*, *Marsupella pygmaea* und *ramosa*, *Ditrichum nivale*, *Trochobryum carbiolicum*, *Encalypta longicolla*, *Molendoa hornschuchiana*, *Merceya ligulata*, *Pleuroweisia* (auch Kaukasus), *Hymenostomum meylanii*, *Trichostomum*

¹ Ich bleibe hier bei dem von Herzog benutzten und verbreiteten Terminus, obgleich ja wiederholt darauf hingewiesen wird, dass der Ausdruck alpin sich auf die Alpen bezieht und nicht auf die Pyrenäen oder Karpaten, die auch „alpine“ Elemente haben, zumal selbst in den Tropen von einem alpinen Vegetationsgürtel gesprochen wird. Die Alternativen wie „arktisch-oreophytisch“ sind auch nicht besser, bedeutet doch oreophytisch im Gebirge wachsend, was die montanen Stufen einschließt.

² Der Ausdruck „alpin“ ist leider doppeldeutig und bedeutet in den Alpen vorkommend als auch in der alpinen Stufe vorkommend. Man sollte ihn auf Arten eingrenzen, die oberhalb der Waldgrenze.

muticum, *Didymodon Lamyi*, *Leptodontium styriacum*, *Streblotrichum helveticum*, *flavipens* und *bicolor*, *Grimmia triformis* und *andreaoides*, *Barbula Kneuckeri*, *Schistidium tarentasiense*, *Orthotrichum juranum*, *Voitia nivalis* (auch Thianschan), *Webera ambigua*, *Berninae*, 31 Brya..., *Mnium nivale*, *Plagiothecium noricum*, *Hygrohypnum styriacum*, *Brachythecium Rübelii* usw.

Die Beispiele sind kritikwürdig. Viele Arten davon werden heute nicht mehr unterschieden. Andere Arten sind nach heutiger Kenntnis keine Endemiten sondern sind weiter verbreitet, so *Herbertus sendtneri* (auch Himalaya) und *Merceya ligulata* (fast weltweit). Wieso *Voitia* ein Alpenendemismus ist, wenn die Art auch in China vorkommt, bleibt offen. Diese haben sich nach Herzog (a) aus der „nächsten Verwandtschaft eurasischer Typenkreise“ entwickelt oder sind (b) „spättertiäre Umwandlungen alttropischer Elemente. Zu a) gehören wohl die mir unbekannt Arten wie *Hymenostomum Meylanii*, *Trichostomum muticum* pp., die man getrost außer Acht lassen kann. Zu b) nennt er *Leptodontium styriacum*, *Campylopus adustus* und *mildei*, *Trochobryum*, *Merceya ligulata*, *Didymodon giganteus*, *Schisma sendtneri*. Dazu kommen Alpenendemismen an Arten unterhalb der Baumgrenze wie *Tayloria rudolphiana* oder *Brotherella lorentziana*. Gams (1932) bezeichnete beide Arten als auch *carinatum* (sowie *Pachyfidens grandifrons* und *Hyophila involuta*) als Relikte pleistozäner Warmzeiten. Wo diese Relikte überdauert haben, schreibt er nicht, es iust auch bei einem Epiphyten wie *Tayloria rudolphiana* schwer vorstellbar, eine oder mehrere Eiszeiten zu überdauern. Wie vage zudem die Applizierung des Endemitenstatus ist, zeigt das Beispiel von *Distichophyllum carinatum*, das aus den Alpen beschrieben worden ist, dann aber auch aus Japan, jüngst noch aus China (Redfearn et al. 1994, Lin & Tan 1995) bekannt wurde. Ich vermute dasselbe bei *Tayloria* und *Brotherella*, da dies Waldarten sind, ihre heutigen Standorte noch vor 10.000 Jahren vereist waren, Ahorn alsw Trägerbaum von *Tayloria rudolphiana* noch viel später aus süuropäischen Refugien zurückgewandert kam und in dieser kurzen Zeit sich keine gut abgegrenzte Moosarten bilden kann, *Zygodon gracilis* ist ein „Fast-Endemit“; die Art kommt außerdem noch an einer Stelle in England vor, was die Erklärung noch schwieriger macht, oder aber auch auf eine Fernverbreitung von Außereuropa verweist.

Gams (1955) postuliert für die arktische Moosflora ein relativ junges Alter aufgrund der geringen Zahl endemischer Gattungen wie *Bryobrittonia*, *Blindia* sect. *Blindiadelpus* und *Mesoptychia*. Er postuliert dass „viele Dicranalen, Sphagna und Grimmiaceen sicher südhemisphärischer, vorwiegend südamerikanischer Herkunft sind.“ An anderer Stelle schreibt er (Gams 1970): „So lässt sich für viele der höchststeigenden Flechten und Moose zeigen (womit er alpine Arten meint?), daß ihre ursprüngliche Heimat im Umkreis der größten Eismasse der Erde, der Antarktis liegt, von wo auch Arten mit vorwiegend ozeanischen Ansprüchen über die nordamerikanischen und europäischen Westküsten bis Skandinavien und in die Alpen gekommen sind.“

Woher Gams diese Sicherheit nimmt, schreibt er nicht, wie überhaupt seine Art, Behauptungen ohne Belege aufzustellen oder zumindestens Hypothesen im Konjunktiv zu formulieren, ohne Belege anzuführen, zutiefst unwissenschaftlich ist. („Südhemisphärischer Herkunft dürften unter den mehr oder weniger circumpolar verbreiteten Laubmoosen auch *Andreaea papillosa*, *Psilopilum laevigatum* und *cavifolium*, ...u.a. zu sein.“) Immerhin schreibt er, dass über die Zeit, in der südhemisphärische Elemente den Norden erreicht haben, nur Vermutungen möglich sind. Er denkt dabei bei *Andreaea*, gewisse *Polytrichaceen* und einzelne *Dicranales* und *Jungermanniales* an die permo-karbonische Eiszeit. Damit bezieht er sich sicher nicht auf die Herkunft von Arten, aber es müssten dann schon Ende des Palaeophyticums diese Ordnungen und Familien differenziert gewesen sein. Diese Hypothese bringt jedoch nichts, weil sie spekulativ ist und eine nicht mit Argumenten unterbaute Behauptung. Die Hypothese von Gams (1955), die arktisch(-alpinen) Arten hätten einen südhemisphärischen Ursprung, wäre nachträglich durch bipolare Arten gestützt, die zudem auf den antarktischen Inseln vorkommen. Dazu gehören *Lophozia excisa*, *Anthelia juratzkana* und *Marsupella sparsifolia*. Da das Kernverbreitungsgebiet der Arten in der

gesamten Holarktis liegt und dies Einzelfunde auf antarktischen Inseln sind, muss man wohl eher von Fernverbreitung ausgehen, z.B. durch Zugvögel, die von Alaska in diese Gegend fliegen.

„Nordhemisphärischen Ursprungs dürften dagegen besonders phylogenetisch jüngere Arten sein wie z.B. *Grimaldia pilosa*, *Clevea hyalina*, *Bryum obtusifolium* und viele andere Brya, Splachnaceen wie *Splachnum* sect. *Umbracularia*...*Haplodon* und *Voitia*..., mehrere *Cinclidium*-Arten und *Aulacomnium acuminatum*, *Drepanocladus badius* u.a.“. Als Ausgangsgebiet für diese „dürfte besonders an der durch sehr geringe Vergletscherung begünstigte Beringstraße zu suchen sein, für kontinentale Elemente auch Süd-Sibirien“. Von dem nicht-vergletschert gewesenen Sibirien weiß man (Frenzel 1968), dass es während der Eiszeiten waldbedeckt war und daher als Refugium für den borealen Wald diente. Mit dieser Hypothese des Ursprungs von arktischen Arten während der Eiszeiten nördlich des Eisschildes liegt Gams nahe bei Schuster (1984). Der Ursprung von alpinen Arten wird von Gams (1955) in Innerasien gesucht. Danach sollen die holarktisch-alpinen Arten von dort in die Alpen eingewandert. Diese Hypothese beruht darauf, dass 94 von 147 arktisch-alpinen Arten auch im Altai Gebirge vorkommen. Solche Ansichten über die Herkunft der alpinen Moose liest man heute noch gelegentlich in einem Nebensatz. So schreiben Köckinger & Kucera (2007) „*Barbula amplexifolia* probably reached the Alps...across the cold Pleistocene steppes from Central Asia“. Das Altai Gebirge war jedoch in der Saale- und Weichsel-Eiszeit von Gletschern bedeckt. Tundren gab es kleinflächig im Vorfeld, doch waren die vielleicht nicht geeignet, Arten von einem eigenen Florenelement zu entwickeln. Da viele alpine Arten gesteinsbewohnend sind, fällt es schwer anzunehmen, sie wären über die Kältesteppe gewandert.

Ozeanische Elemente der Alpen wie *Herbertus* hält Gams „wahrscheinlich für Relikte aus dem feuchtwarmem Eem-Interglazial“, Frey (in Frey et al. 2006) übernimmt diese Hypothese und bezeichnet *Herbertus sendtneri* als „Interglacial relict of last glacial period.“ Um ein Relikt kann es sich dabei nicht handeln, dann müsste *Herbertus* die vergletscherten Alpen auf Nunatakkern überdauern haben. Es ist aber müßig darüber zu streiten, die immer wieder auftretende Grundfrage „Relikt oder Resultat von Fernverbreitung“ lässt sich heute nur durch populationsgenetische molekulare Untersuchungen lösen. *Herbertus sendtneri* kommt zudem im Himalaya vor, muss daher eher in die holarktischen Oreophyten eingereiht werden. Das wäre eine Untergruppe der holarktischen Oreophyten („disjunct species of cool temperate high rainfall areas“, Frey 2006).

Analyse

Um eine genauere Datenlage zu haben, wurden die alpinen Moosarten in Europa neu zusammengestellt, und zwar unter Beschränkung auf die Lebermoose, für die bessere Verbreitungsangaben zur Verfügung stehen als für Laubmoose. Dabei stellte es sich heraus, dass das Problem alpiner Moosarten viel vielschichtiger ist, als zuvor angenommen.

Rein alpine³ Arten sind nur

Mannia pilosa

Mannia triandra

Marsupella alpina

Marsupella badensis (Artwert nicht gesichert)

Marsupella commutata

Riccia breidleri

³ Als alpin sind hier Arten aufgefasst, die zu unterschiedlichem Anteil auch in den alpinen Hochgebirgen Europas (Karpathen, Tatra, Pyrenäen) vorkommen sowie an Reliktstandorten in den höheren Mittelgebirgen.

Rein arktisch sind:

Mannia sibirica
Barbilophozia rubescens
Barbilophozia hyperborea
Anastrophyllum cavifolium
Anastrophyllum sphenoloboides
Scapania simmonsii
Scapania spitzbergensis
Scapania zemliae
Scapania hyperborea
Scapania tundrae
Lophozia pellucida
Lophozia debiliformis
Lophozia hyperarctica
Lophozia polaris
Mesoptychia sahlbergii
Marsupella arctica
Marsupella spiniloba
Cephaloziella aspericaulis

Die arktischen Arten sind praktisch alle circum-arktisch. Sie kommen mehr oder weniger auch in Nordrussland, Sibirien, Alaska, Kanada und Grönland vor. Es gibt nur wenige, die Kontinentaleuropa auslassen (*Lophozia groenlandica*, *L. savicziae*, *Nardia japonica*) oder in Europa nur in Spitzbergen (*Mesoptychia*, *Scapania sphaerifera*,) oder dem europäischen Nordrussland vorkommen (*Barbilophozia hyperborea*, *rubescens*). Nur *Scapania simmonsii* ist nur aus Europa bekannt, was aber nichts aussagt, da sie anderswo in den nicht so intensiv durchforschten Gebieten der Arktis ggf. übersehen ist.

Der Rest der Arten ist **arktisch-alpin**:

Asterella saccata
Asterella gracilis
Asterella lindenbergiana
Athalamya hyalina
Sauteria alpina
Peltolepis quadrata
Moerckia blyttii
Hygrobiella laxifolia
Pleurocladula albescens
Cephaloziella grimsulana
Anthelia juratzkana
Anthelia julacea
Tetralophozia setiformis
Anastrophyllum saxicola
Anastrophyllum assimile
Isopaches decolorans
Lophozia elongata
Lophozia opacifolia
Nardia breidleri
Jungermannia borealis
Jungermannia polaris
Prasanthus suecicus
Gymnomitrium corralioides

Gymnomitrium obtusum
 Gymnomitrium concinatum
 Gymnomitrium apiculatum
 Marsupella revoluta
 Marsupella condensata
 Marsupella boeckii
 Marsupella brevissima
 Marsupella sparsifolia
 Scapania obcordata
 Scapania gymnostomophila
 Scapania cuspiduligera
 Scapania glaucocephala
 Scapania obscura
 Scaopania crassiretis
 Scapania praetervisa
 Scapania brevicaulis

Besondere Erwähnung bedürfen die Arten, die einerseits circumarktisch sind, dann aber wieder auf den Azoren oder Madeira vorkommen (z.B. *Hygrobiella laxifolia*, *Pleurocladula albescens*, *Lophozia longiflora*, *Marsupella adusta*), oder in den Tropen (*Scapania cuspiduligera* auch in Kolumbien und im Kongo).

Bei den arktisch-alpinen Arten gibt es wieder Unterschiede, da manche Arten hauptsächlich arktisch sind und nur an wenigen Stellen in den Alpen vorkommen. Dazu gehören *Scapania obcordata* und *S. brevicaulis*, bei den Laubmoosen z.B. *Paludella squarrosa*. Man könnte daraus folgern, dass diese Arten später durch Sporenflug aus der Arktis in die Alpen gekommen sind.

Daraus folgert: Das alpine Florenelement ist auf ganz wenige (ca. 5, s.o.) Arten beschränkt, 16 Arten sind rein arktisch. Das könnten Arten sein, die die ganze Zeit in eisfreien Refugien nördlich des Eisschildes existiert haben. Der größte Teil der Arten ist circum-arktisch-arktisch-alpin, kann also in der Circumarktis entstanden sein und im Laufe der Eiszeiten von den Gletschern nach Mitteleuropa vor sich her geschoben worden sein und dann nach den Eiszeiten auch in die Alpen (oder höheres Gebirge Mitteleuropas) gewandert sein. Ein weiterer Ursprung alpiner Arten ist bislang noch nicht diskutiert. Es könnte sich dabei auch um boreale Arten sein, die sich an waldfreie Standorte angepasst haben. Der Übergang zu borealen Arten ist über die subalpinen Arten ohnehin fließend, wie auch der Ausdruck boreo-alpin belegt. Die Frage nach der Herkunft der arktischen Arten reduziert sich auf gerade einmal die 5 rein alpinen Arten.

Fossilien

Die ersten Fossilfunde von arktisch-alpinen Arten sind überwiegend Moor-Arten (*Distichium*, *Calliigon*, *Drepanocladus*, *Meesia*, *Mnium*, *Cimclidium*, *Paludella*, *Helodium*, *Scorpidium*) und erst aus der Saale Eiszeit bekannt (Gams 1932, Dickson 1973), geben uns also keinen Aufschluss über die Herkunft der Arten sondern gehörten zur damaligen Tundren-Vegetation.

Florengeschichtliche Daten

Man kann davon ausgehen, dass nicht einzelne Arten Wanderbewegungen gemacht haben, sondern dass dies im Verband von Biozönosen geschah. Insofern ist die Geschichte der Moose mit der der Höheren Pflanzen und wohl auch der Flechten verknüpft. Eine Einschränkung besteht bei Moosen durch die leichte Fernverbreitungsmöglichkeit.

Von den alpinen Blütenpflanzen schreibt Ellenberg (1963) „Sie sind größtenteils in den Gebirgen Asiens, in den Pyrenäen oder in mediterranen Gebirgen beheimatet und schon im Tertiär aus Tieflandssippen hervorgegangen“.

Arktisch-alpine Vegetation ist pollenanalytisch erstmalig überhaupt erst im Holstein-Interglazial nachgewiesen (Frenzel 1968), also dem Interglazial vor der vorletzten (Saale) Eiszeit. Wieweit sie vorher existierte, ist nicht genau zu sagen, da die Datenlage für die früheren Interglaziale zu gering ist. Definitiv gab es zu Ende des Tertiärs noch keine solcher Elemente. Im Holstein Interglazial gab es in Skandinavien und den Alpen arktisch-alpine Vegetation, allerdings in geringerer Ausdehnung als heute, da das Klima generell noch wärmer war als heute. Die Abfolge von Tundra, Baumtundra und borealer Nadelwald (Taiga) gab es damals schon, besonders auch in Nordrussland und Skandinavien. Damit ist das Problem der Herkunft alpiner Arten nicht gelöst sondern nur nach hinten verschoben.

Während der Saale Eiszeit, der ausgedehntesten Eiszeit, dehnte sich die Tundra ergänzt um Lösssteppe über ganz Mitteleuropa, Russland und Sibirien aus; die Taiga überlebte in Resten in Korea. Während der Eem Warmzeit haben wir wieder eine ähnliche Zonierung der Vegetation in Europa wie heute, mit der Ausnahme dass speziell der temperate Laubwald eine andere Artenzusammensetzung (z.B. mit Lindenwäldern) hatte. Auch die arktisch-alpine Vegetation war wieder präsent. Im Weichselglazial war Mitteleuropa wieder von Tundra und Lösssteppe bedeckt; der boreale Nadelwald überlebte in Sibirien.

Es ist zu bedenken, dass die ersten Eiszeiten sehr viel milder waren als die letzten und kaum Lebensmöglichkeit für arktische oder alpine Arten geboten haben. Im ersten Glazial (Prätegelen) gab es nicht einmal eine Tundra sondern nur eine Parktundra. In späteren Eiszeiten reichten die Vegetationsgürtel viel höher. Die erste arktisch-alpine Vegetation ist erst aus dem Holstein Interglazial bekannt. In früheren Interglazialen waren die Alpen bewaldet! Da kann es dort noch keine alpinen Moosarten gegeben haben.

Schlussfolgerungen

Es gibt nicht „die“ alpinen Arten sondern unterschiedliche Gruppen von Arten mit unterschiedlichen Hintergründen. Um die Herkunft der alpinen Arten zu klären, muss für jede Gruppe eine eigene Erklärung gesucht werden.

- **arktisch-alpine** Arten. Das sind Arten der letzten beiden Glaziale, die auch fossil nachgewiesen sind. Speziell Moose aus Braunmoossümpfen sind häufig von Eiszungen aufgeschoben und als Geschiebe verfrachtet worden.

Hypothese A: Alpine Arten sind zum Teil arktischen Ursprungs, die vor den Gletschern der ersten Vereisungen hergeschoben wurden und sich danach auf die Arktis und die Alpen verteilt haben. Das hört sich gut an, verschiebt aber nur das Problem, denn woher kommen die arktischen Arten, wenn Ende des Tertiärs in der heutigen Arktis arktotertiäre Laubwälder waren? Die Ableitung von arktotertiären Sippen trifft eher auf unsere jetzige europäische oder holarktische temperate Flora zu.

Hypothese B: die arktischen Arten, die während der ersten Eiszeiten in den Gegenden nördlich des Eisschildes auftraten (nicht unbedingt dort auch entstanden sind), haben sich dann in den Zwischeneiszeiten nach Abschmelzen des Eises in die skandinavischen Gebirge und nach Nordrussland verbreitet. Von dort können sie bei der nächsten Eiszeit vor dem Eis nach Mitteleuropa ausgewichen sein und sich dann wieder zurückgezogen haben, aber auch nach Süden in die Alpen.

Hypothese C: Alpine Arten kommen aus Innerasien. Das mag für einige Arten wie *Barbula amplexifolia* oder *Riccia breidleri* zutreffen, die man sich als Kältesteppenarten vorstellen kann und die in den Glazialen dort vorkamen, sich nachher in die Alpen verbreitet haben. Die Herkunft alpiner Felsarten aus Innerasien ist fraglich, weil die Gebirge dort auch vergletschert waren. Das Szenario hätte dann so ablaufen müssen: Die Arten müssten dort in den Interglazialen in den

Gebirgen vorhanden gewesen sein, während der Glaziale sich über Lösssteppen nach Westen ausgebreitet haben und dann in dem nächsten Interglazial in die Alpen aufgestiegen sein.

- Die rein **alpinen Arten als Teil der holarktischen Oreophyten**, die heute eine disjunkte Verbreitung in anderen Hochgebirgen haben. Beispiele sind *Geheebia gigantea*, *Campylopus schimperi*, *Voitia nivalis*, *Oreoweisia serrulata*, *Oreas martiana*, *Pleuroweisia schliephackei*, *Stylostegium ceaspiticium*, *Anoetangium aestivum*, *Molendoa sendtneriana*, *Timmia bavarica*, *T. austriaca* u.a. Man muss diese von Herzog eingeführte Kategorie um globale Oreophyten erweitern. Arten wie *Anoetangium aestivum*, *Molendoa sendtneriana*, *Hymenostylium recurvirostre* u.a. kommen weltweit in Hochgebirgen, auch außerhalb der Holarktis vor. Ihr Vorkommen auf jungvulkanischen Inseln (*Anoetangium* auf den Kapverden, Mauritius, Réunion etc.) belegt klar deren Fernverbreitungsmöglichkeit, auch wenn dies angesichts häufiger Sterilität der Art zunächst nicht plausibel erscheint. Da Hochgebirge erst im Tertiär entstanden sind, ist der Zeitpunkt der Entstehung eingegrenzt, wenngleich auch nicht der Ort der Entstehung. Die Arten müssen also durch Sporenfernverbreitung in die Alpen gelangt sein, wobei über den Zeitpunkt nichts gesagt werden kann. Man könnte postulieren, dass dies bei auf die Alpen beschränkten Arten erst im Postglazial geschehen ist. Wäre das in einem früheren Interglazial gewesen, so hätten sie vor der Alpenvergletscherung nach Mitteleuropa ausgewandert sein müssen und dann wäre die Chance groß gewesen, nach der Eiszeit dem Rückgang der Gletscher auch nach Norden nach Skandinavien gewandert zu sein. Die auch in Skandinavien vorkommenden Arten können entweder direkt nach Skandinavien verbreitet worden sein oder in einem Interglazial erst in die Alpen, dann nach einem Glazial nach Skandinavien mitgewandert sein.

Die Bedeutung der Fernverbreitung wird klar, wenn man sich die holarktischen Elemente in tropischen Hochgebirgen ansieht. So kommen auf dem Mt. Kinabalu *Andreaea rupestris*, *Grimmia ovalis*, *G. trichophylla*, *Racomitrium lanuginosum*, *Blepharostima trichophyllum*, *Anastrophyllum assimile* (*reichardtii*), *A. minutum*, *Jungermannia sphaerocarpa*, *Tritomaria exsecta*, *Marsupella emarginata*, *M. revoluta*, *Pleurozia gigantea* u.a. vor. Ähnliches gilt für den Mt. Wilhelm in Neuguinea. Offenbar werden Diasporen besonders in Höhen von 3-4000 m über große Strecken verbreitet und entsprechend hohe Gebirge wirken als Sporenfallen.

In den Anden kommen *Anoetangium aestivum*, *Anomobryum julaceum*, *Aongstroemia julacea* u.a. vor, können dort aber von Norden zusammen mit anderen holarktischen Elementen zugewandert sein.

- Daneben gibt es noch eine Gruppe **atlantisch-alpiner** Arten (*Campylopus gracilis* [*schwarzii*], *C. atrovirens*, *Nardia compressa*). Sie kommen auch in anderen Teilen der Holarktis (Himalaya, Yunnan, z.Tl. auch Japan, westl. Nordamerika, Westküste Europas) vor und gehören zu den „disjunct species of cool temperate high rainfall areas“ (Frey 2006). Das Beispiel von *Breutelia chrysocoma*, einem europäischem Endemit (soweit bisher bekannt), welche an der Westküste Europas als auch (früher) im Münsterland und dann in einem sehr begrenzten, ehemals vergletscherten Gebiet in der Schweiz vorkommt (obgleich entsprechende Standorte viel weiter verfügbar sind) deutet auf Sporenverbreitung. Die meisten dieser disjunkt im Himalaya und Europa vorkommenden Arten kommen in den atlantischen Gebieten in Tieflagen vor (*Mastigophora woodsii*, *Pleurozia purpurea*, *Plagiochila carringtonii*, *Scapania ornithopodioides* u.a.), nur wenige gehen auch in die höheren Mittelgebirge (*Anastrepta orcadensis*) oder in die Alpen (*Anastrophyllum assimile* [*reichardtii*], *Campylopus gracilis* [*schwarzii*], wobei die meisten Arten keine „alpinen“ Elemente sind, sondern unterhalb der Baumgrenze vorkommen (z.B. *Campylopus atrovirens*).

- von **alpinen Endemismen** (nicht zu verwechseln mit Alpen-Endemismen wie *Tayloria rudolphiana*, *Brotherella lorentziana*). bleiben nach dem heutigen Kenntnisstand nur *Leptodontium styriacum*, *Riccia breidlerii* und die oben aufgeführten weiteren 4 Lebermoosarten übrig. Daneben sind kürzlich zwei weitere Arten neu beschrieben worden. *Bucklandiella nivalis* ist von zwei Stellen aus Österreich bekannt (Köckinger et al. 2007), deren nächste Verwandte in Japan vorkommt. Die Art kann sich kaum nach dem Abschmelzen des Eises nach der letzten Eiszeit

gebildet haben; vielleicht liegt hier ein Fall einer Art vor, die in den Alpen die Eiszeiten überdauert hat, was durch die Höhe des Fundortes bestätigt würde. *Hymenostylium xerophilum* ist von 35 Stellen in den Ostalpen bekannt (Köckinger & Kucera 2011) und eine übersehene Art.

- Daneben gibt es noch **rein arktische** Arten, die auf die Arktis oder Teilen derselben beschränkt sind (*Mesoptychia wahlenbergii*, *Voitia hyperborea*, *Seligeria polaris*, *Bryobrittonia longipes*, *Psilopilum* spp., *Arctoa hyperborea*, *Haplodon wormskoeldii*, *Cyrtomnium hymenophyllum*, *Kiaeria glacialis*, *Andreaea blyttii*, *Bryobrittonia longipes*). Von ihnen kann man annehmen, dass sie die Eiszeiten in unvergletscherten Gebieten nördlich des Eisschildes überdauert haben. *Bryobrittonia longipes* zeigt dieses Areal heute noch, in dem sie auch heute noch nur in ehemals unvergletscherten Gebieten (nördl. Alaska, ice free corridor östl. der Rocky Mountains, Kola Halbinsel) vorkommt.

Literatur

- Dickson, J.H. 1973. Bryophytes of the Pleistocene. Cambridge.
- Ellenberg, H. 1963. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart. Frahm, J.-P., 2001. Biologie der Moose. Heidelberg.
- Frenzel, B. 1968. Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. Wiesbaden.
- Frey, W. et al. 2006. The Liverworts, Mosses and Ferns of Europe. Martins.
- Gams, H. 1932. Quaternary distribution. Pp. 297-322 in F. Verdoorn, Manual of Bryology. The Hague.
- Gams, H. 1970. Die Erforschung der Floren- und Vegetationsgeschichte der Ötztaler Alpen. Mittl. Ostalp.-din.Ges. f. Vegetkde. 11: 55-62.
- Herzog, T. 1926. Geographie der Moose. Jena.
- Köckinger, H., Bednarek-Ochyra, H., Ochyra, R. 2007. *Buclandiella nivalis* (Grimmiaceae), a new moss from the Alps of Austria. The Bryologist 110: 92-99.
- Köckinger, H., Kucera, J. 2007. *Barbula amplexifolia* (Mitt.) Jaeger in Europe. J. Bryol. 29: 33-40.
- Köckinger, H., Kucera, J. 2011. *Hymenostylium xerophilum*, sp. nov., and *H. gracillimum*, comb. nov., two neglected European mosses and their molecular affinities. J. Bryol. 33: 195-209.
- Lin & Tan 1995. Contribution to the bryoflora of China (12): a taxonomic revision of Chinese Hookeriaceae (Musci). Harvard papers in Botany 97: 275-276.
- Redfearn et al. 1994. New distributional records for Chinese Mosses The Bryologist 97: 275-276.
- Schofield, W.B., 1985. Introduction to Bryology. New York.
- Schuster, R.M. 1984. New Manual of Bryology vol. 2. Nichinan.
- Shaw, A.J., Goffinet, B. (Hrsg.) 2000. Bryophyte Biology. Cambridge.
- Vanderpoorten, A., Goffinet, B. 2009. Introduction to Bryophytes. Cambridge.

Online Feb. 21, 2012