

# Beiträge zur Verbreitungsgeschichte und Vergesellschaftung der ozeanischen Archegoniaten in Europa

Autor(en): **Gams, Helmut**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich**

Band (Jahr): **25 (1952)**

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-307712>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

## Beiträge zur Verbreitungsgeschichte und Vergesellschaftung der ozeanischen Archegoniaten in Europa

*Von Helmut Gams, Innsbruck*

Mit 5 Kartenskizzen

Jede floren- und faunengeschichtliche Untersuchung muß sowohl von der heutigen Sippenverbreitung wie von der Paläontologie und Paläogeographie vor allem des Quartärs ausgehen, wie es im atlantischen Europa von Forbes und Blytt bis zu Charlesworth, Farrington und Praeger, K. Jessen und Nordhagen in so vorbildlicher Weise geschehen ist. Nicht nur die Verbreitung der Gefäßpflanzen ist hier seit C. C. Watsons *Cybele Britannica* (1852) und Moore und Mores *Cybele Hibernica* (1866) sorgfältig festgestellt worden, sondern auch die der floren- und faunengeschichtlich und biozönotisch besonders bedeutsamen Bryophyten, sowohl durch englische und schottische (Spruce, Macvicar, Pearson u. a.), wie durch französische (Allorge, Gaume u. a.) und skandinavische Bryologen (Jørgensen, Lid, Störmer u. a.) und Lichenologen (Degelius u. a.).

Das von diesen und andern Forschern in langjähriger Arbeit gesammelte Material kann natürlich bei einer flüchtigen Bereisung, wie der I. P. E., nur durch mehr oder weniger zufällige Funde in Einzelheiten ergänzt oder berichtigt werden. Wohl aber kann die Synthese zwischen den in vielen, weit zerstreuten Publikationen niedergelegten Ergebnissen der Biogeographie, Biozönotik und Quartärgeologie durch planmäßige Zusammenarbeit und Vergleichung mit den Ergebnissen aus anderen Ländern, wie den Alpen, grundsätzlich neue Gesichtspunkte und für manche Streitfragen wohl auch entscheidende Ergebnisse bringen.

Das soll mit dem folgenden Beitrag versucht werden. Für vielerlei Auskünfte bin ich außer den Führern und einigen weiteren Teilnehmern der I. P. E. besonders Frau V. Allorge und den

Herren. E. C. Wallace, Sekretär der British Bryological Society in Sutton, und Direktor K. Müller in Freiburg i. Br. Dank schuldig.

I. Der «Britische» und der «Hibernische» Endemismus bei den  
*Bryophyten*

Irland und besonders seine westlichen Grafschaften Kerry und Mayo (s. Fig. 1—3) sind schon seit den Entdeckungen Hookers und Taylors und ihrer Sammler Miss Hutchins, Woods u. a. sowie den späteren von Carrington, Spruce, Wilson, Pearson, Lett u. a. als die an ozeanischen Archegoniaten reichsten Landschaften ganz Europas berühmt geworden. Viele Laub- und Lebermoose und auch einzelne Farnformen (allerdings keine von Artrang) sind erstmals aus den Umgebungen von Banttry, Dingle und Killarney, einzelne auch von Achill und nicht wenige aus England und Schottland beschrieben worden. Während manche von ihnen, wie *Leiocolea bantryensis* (Hooker) Jörg., längst als viel weiter verbreitet erkannt sind, gelten andere noch immer als Endemiten Irlands oder mindestens der Britischen Inseln.

So zählt Macvicar von diesen 29 atlantische Jungermanialen auf, von denen er 8 für endemisch hält. K. Müller erklärte diese 1916 (S. 825) für «Reliktendemismen der Tertiärflora» und hält sie heute für noch viel älter. Herzog (Geographie der Moose, 1926, S. 237) zählt von den Britischen Inseln 135 Laub- und 63 Lebermoose als atlantisch und unter ihnen 14 Laub- und 18 Lebermoose als für diese Inseln endemisch auf. Daß diese Zahlen zu hoch sind, geht indessen schon aus den Mitteilungen der hervorragenden englischen Bryologen H. N. Dixon und W. E. Nicholson an Tansley (1939, S. 152) hervor, nach denen nur 6 oder 7 gute Laubmoosarten und etwa ebenso viele Unterarten und 9 Lebermoose von z. T. zweifelhaftem Artwert in Großbritannien endemisch seien.

Ich halte auch diese Zahlen für noch zu hoch und bezweifle mit K. Müller, daß es überhaupt in Irland endemische Moose gibt. Von den von den genannten Autoren als endemisch angeführten Laubmoosen sind die meisten aus Südengland, von dem ja größere Teile nie vergletschert waren, einige aus Schottland und von den Hebriden, *Campylopus setifolius* Wilson aus Schottland

und Irland beschrieben worden. Das aus Kerry (vom Cromaglow und Brandon) beschriebene *Trichostomum hibernicum* (Mitten) Dixon ist längst als identisch mit der an der Küste Portugals, auf Madeira und den Kanaren verbreiteten *Tortella cirrifolia* (Schimper) Broth. erkannt und somit ebenso ein makaronesisches Element wie das in Europa auch nur aus Kerry bekannte *Hypnum canariense* Mitten. Andere, früher auch für mehr oder weniger endemisch gehaltene Laubmoose, wie die altertümliche Bryacee *Stableria gracilis* (Wilson) Lindb., die auch in NW-Frankreich, Abessinien und Kalifornien gefunden worden ist, und die Hookeriaceen *Cylodictyon laetevirens* (Hooker et Taylor) Mitten und *Daltonia splachnoides* (Sm.) Hooker et Taylor, gehören dem disjunkt-tropisch-ozeanischen Element an.

Dieses ist auch bei den Lebermoosen u. a. durch *Dumortiera hirsuta* (Sw.) Nees und mehrere Jungermanialen vertreten. Von den früher für hibernische Endemiten gehaltenen Jungermanialen sind *Plagiochila killarniensis* Pearson, die Schiffner und Müller nur als var. der weiter verbreiteten *Pl. spinulosa* bewerten, auch in Schottland, *Pl. owensis* Stephani, die Macvicar und Müller als var. zu *Pl. punctata* stellen, ebenso wie *Cephalozia hibernica* Spruce, *Radula Carringtoni* Jack und *Microlejeunea diversiloba* Spruce auch auf den Azoren gefunden worden. Sie sind daher wie auch der in Schottland und Makaronesien gefundene *Acrobolbus Wilsoni* (Taylor) Nees makaronesische Elemente. *Radula voluta* Taylor ist auch in England und Südschottland, *R. Holtii* Spruce auch in Portugal gefunden worden, diese somit als lusitanisch zu bewerten. Weitere Arten haben sich als stärker disjunkt herausgestellt. So sind *Bazzania Pearsoni* (Steph.) Pearson in Alaska, *Mastigophora Woodsii* (Hooker) Nees und *Scapania nimbose* Taylor außer auf den Britischen Inseln auch in China (Yünnan) gefunden worden. Der in Europa nur auf Achill und Clare Island (Fig. 1) gefundene *Adelanthus dugortiensis* Douin et Lett ist nach K. Müller mit dem in Mittel- und Südamerika weitverbreiteten *A. unciformis* (Taylor) Spruce identisch. Als in Irland (bei Bantry in Kerry) endemisch bleibt vorerst, wie mir auch K. Müller bestätigt, unter den Lebermoosen (und überhaupt unter den Archegoniaten) nur noch *Plagiochila ambagiosa* Mitten, falls nicht auch diese sich als mit einer der vielen tropischen Arten identisch herausstellt.

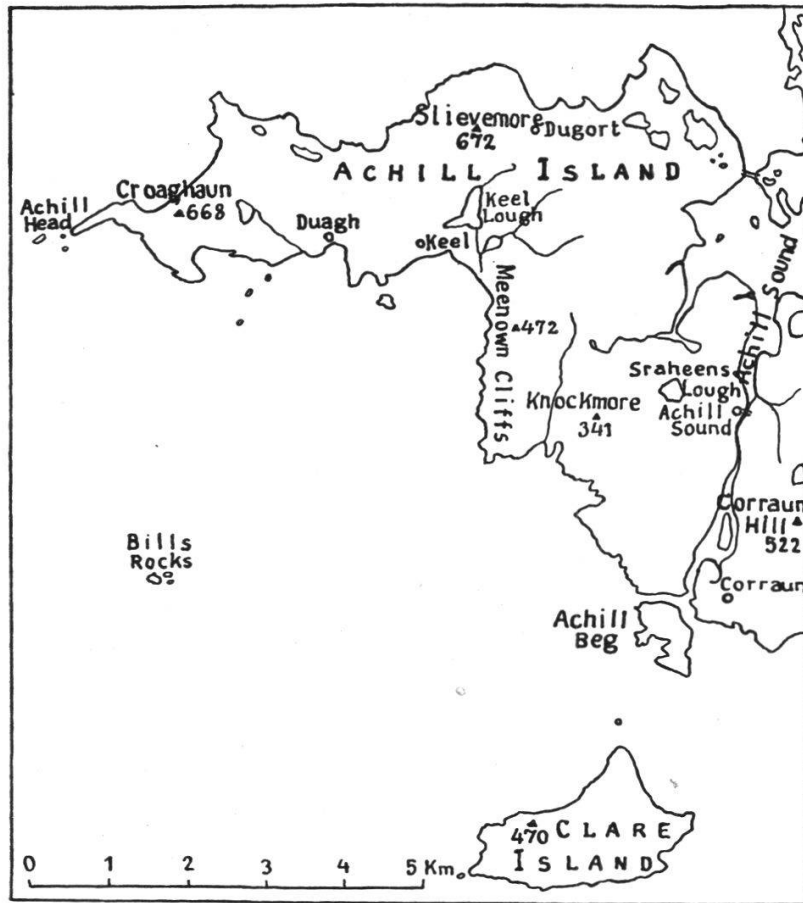


Fig. 1. Die durch ihren besonderen Reichtum an tropisch-disjunkten und nordatlantischen Bryophyten ausgezeichneten Inseln Achill und Clare in West-Mayo.

Somit gehören die meisten, wenn nicht alle für hibernische Endemiten gehaltenen Moosarten dem alt-ozeanischen Element an, teils seiner disjunkt-tropischen, teils seiner südatlantischen (makaronesischen), atlantisch-westmediterranen (lusitanischen) oder nordatlantischen Untergruppe. Der «Hibernische Endemismus» ist bei den Bryophyten und wohl auch bei den Flechten nicht größer als bei den Gefäßpflanzen, bei denen das «irische» oder «hibernische» Element, wie Scully, Praeger, Matthews, Tansley u. a. übereinstimmend feststellen, außer wenigen makaronesischen, lusitanischen und amphiatlantischen Arten nur einige Neoenendemiten aus Gattungen wie *Orchis*, *Rubus* und *Hieracium* umfaßt.

Es liegt keinerlei Grund vor, irgendeine dieser Sippen, wie es seit Forbes wiederholt versucht worden ist, in Irland für ein

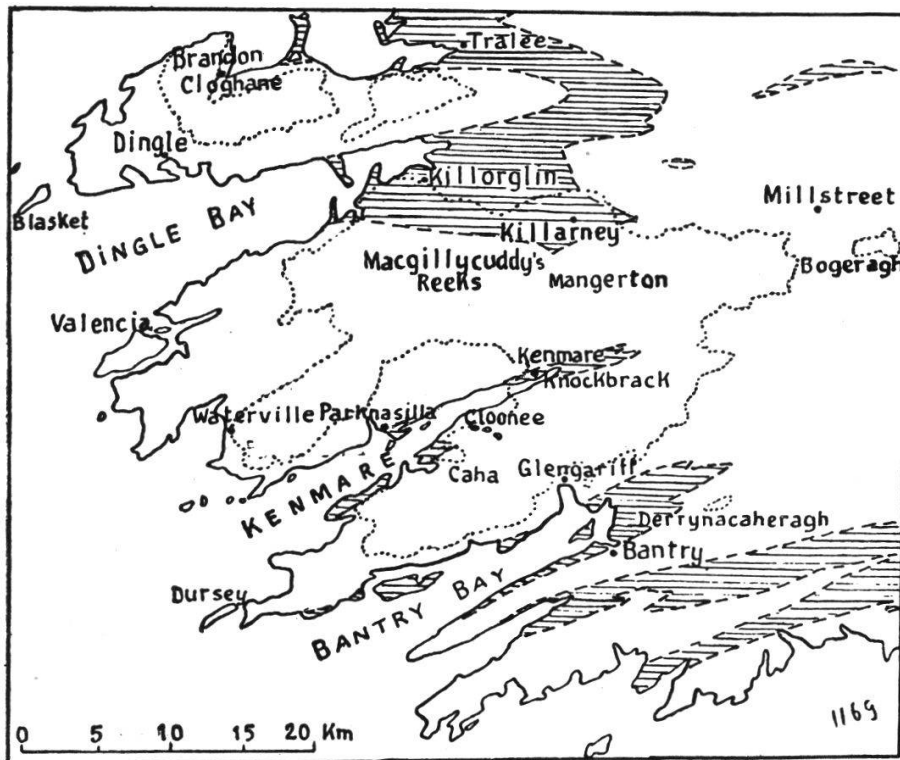


Fig. 2. Der an tropischen Archegoniaten reichste Teil der südwestirischen Grafschaft Kerry. Zwischen den schraffiert gezeichneten Karbonkalkmulden vorwiegend devonische Sandsteine und Konglomerate. Die punktierte Linie deutet die maximale letzteiszeitliche Vergletscherung (nach Charlesworth 1928) an.



Fig. 3. Die höchsten Berge Irlands mit den klassischen Bryophytenfundorten und dem irischen Nationalpark um die Seen von Killarney. Im Hochglazial waren auch diese Seen, im Spätglazial nur noch die Karseen eis erfüllt.

Präglazialrelikt zu halten, das, wie Spruce angenommen hat, selbst unter einer Eisdecke überdauert hätte. Die Glazialgeologen Wright, Charlesworth und Farrington haben gezeigt, und die Teilnehmer der I. P. E. konnten sich davon überzeugen, daß gerade das an «hibernischen», bzw. ozeanischen Arten reichste Gebiet von Kerry um die Seen von Killarney (Fig. 2 und 3) auch noch in der letzten Eiszeit stark vergletschert gewesen ist und daß in den vorangegangenen, noch viel weiter reichenden Vergletscherungen nur wenige der höheren Berge mit aperten Steilhängen das Eis überragten. Charlesworth (1930) und Praeger (1932) sprechen daher ausdrücklich nicht mehr von präglazialen, sondern von interglazialen Relikten. Wenn sie dabei hauptsächlich an das Aurignacien denken, in das vielleicht z. B. das von Mitchell 1948 von Wexford beschriebene Interglazial zu stellen ist, so scheint mir das mit dem vorwiegend kühl-kontinentalen Charakter der Aurignac-Schwankung schlechter vereinbar als mit dem stärker ozeanischen des nächstälteren, d. h. der «Brittas Mountain Glaciation» vorangehenden Interglazials. Aus ihm stammen sowohl die Funde von Kilbeg mit *Abies* und *Ilex*, wie namentlich die zuletzt von K. Jessen untersuchten von Gort mit *Picea*, *Abies*, *Ilex*, *Rhododendron ponticum* und *Erica Mackayi*. Höchst wahrscheinlich handelt es sich um das Eemien der Nord- und Ostsee und das gleiche Interglazial, in dem *Rhododendron ponticum* auch im Alpengebiet seine größte Verbreitung erlangte und vielleicht auch die heute nordatlantische *Jamesoniella Carringtoni* in den Westalpen (Lautaret) wuchs (s. Douin 1923–27).

Vielen ozeanischen Moosen sind folgende Merkmale gemeinsam, die ihnen wohl das Überdauern in eiszeitlichen Refugien und ihre postglaziale Ausbreitung ermöglicht haben:

1. Vorwiegend vegetative Vermehrung.
2. Ausbildung von Blatzzähnen, langen Blattspitzen (beides und Zerschlitung der Blätter besonders bei Jungermanialen) und Glashaaren (besonders bei *Campylopus*- und *Rhacomitrium*-Arten).
3. Derbe, sehr quellungsfähige Blattgewebe, bei vielen Jungermanialen als Kollenchym, bei *Herberta* und *Diplophyllum albicans* als «Vitta».
4. Ausbildung von Wassersäcken bei *Pleurozia* und vielen Jubuleen, wie *Colura* und *Frullania*, von Hyalozyten bei *Sphagnum* und *Leucobryum*.

Diese oft als «xerophytische Anpassungsmerkmale» gedeuteten Merkmale sind auch bei Arten dauernd sehr feuchter Standorte sehr häufig und wohl eher als Einrichtungen zur Ausnützung der Luftfeuchtigkeit zu erklären.

## II. Die Arealtypen der ozeanischen Archegoniaten Europas

Nach der Verbreitung in Europa können folgende Gruppen unterschieden werden (s. auch die etwas abweichenden Gliederungen von Greig-Smith 1950 und K. Müller 1951):

### A. Nordatlantische Gruppe:

1. In Europa nur bis Island, zu den Färöern, Hebriden oder West-Norwegen:

Nur bis Island *Bryoxiphium norvegicum* (Brid.) Mitt. (siehe Steere 1937).

Nur auf den Hebriden *Campylopus Shawii* Wilson und das marakonesische *Myurium hebridarum* Schimper.

In Europa nur in Südsandinavien, besonders West-Norwegen *Bryhnia Novae-Angliae* (Sull. et Lesqu.) Grout (inkl. *scabrida* Lindb., zu dieser Sammelart vielleicht auch das von Hesselbo als «*Eurhynchium* sp.» bestimmte Moos aus dem frühen Postglazial von Cushendun in Antrim, s. Jessen 1949, S. 138, ferner Störmer 1939), *Hygrohypnum montanum* (Wils.) Broth. und *Frullania Oakesiana* Austin.

2. In Europa bis Schottland, Färöer und West-Norwegen, aber anscheinend Irland fehlend: Hierher außer einigen auf Südengland beschränkten Laubmoosen die Jungermanialen *Jamesoniella Caringtoni* (Balf.) Spruce (lebend auch in China, interglazial in den Westalpen, s. Douin 1923/27), *Anastrophyllum Donianum* (Hooker) Spr. (bis Färöer, angeblich auch Steiermark und China) und *Joergenseni* (Schiffner), *Barbilophozia ambigua* (Jørgensen) = *Binsteadii* (Kaalaas) Loeske und *atlantica* (Kaalaas), *Herberta adunca* (Dum.) Lindb. (bis Färöer, angeblich früher im Harz).

Der Grund, warum diese Arten, von denen *Herberta adunca* wohl nur zufolge Verwechslung mit *H. Hutchinsiae* auch wiederholt von Irland angegeben worden ist, dort anscheinend fehlen, ist vielleicht hauptsächlich in der geringen Höhe und in der, ver-



glichen mit Schottland und dem Norwegischen Westland, geringeren Niederschlagsmenge, namentlich Schneemenge zu suchen. Während größere Teile des Norwegischen Westlands und Schottischen Hochlands über 3 m Jahres-Niederschlag haben (Ben Nevis in 1347 m Höhe über 4 m) und die Färöer, deren Jahresniederschlag wie in großen Teilen Westirlands zwischen 1,1 und 1,7 m schwankt, um 44 Tage mit Schnee und 68 Tage mit Frost haben, erreicht die Niederschlagsmenge nur der höheren Berge von Connemara und Kerry über 2 m (am Obersee von Killarney in 229 m Höhe 2,3 m, Mangerton in 528 m Höhe um 2,4, in einzelnen Jahren bis 3,6 m), und die Zahl der Schneetage und damit wohl auch der Schneeschutz in den letzteiszeitlichen Refugien ist sehr viel geringer.

3. In Europa nur oder fast nur auf den Britischen Inseln:

Hierher außer den S. 148/49 genannten Arten, wie *Campylopus setifolius* Wilson, *Stableria gracilis* (Wilson) Lindb., *Cyclodictyon laetevirens* (Hook. et Tayl.) Mitt., *Daltonia splachnoides* (Sm.) Hook. et Tayl. und *Hypnum canariense* Mitten, die Jungermanialen *Metzgeria hamata* Lindb., *Plagiochila tridenticulata* Tayl., *Oweni* Steph. und *ambagiosa* Mitt., *Acrobolbus Wilsoni* (Tayl.) Nees, *Adelanthus unciformis* (Tayl.) Spr. (= *dugortiensis* Douin et Lett), *Bazzania Pearsoni* (Steph.) Pears., *Mastigophora Woodsii* (Hook.) Nees, *Cephalozia hibernica* Spr., *Radula voluta* (Tayl.), *Madotheca Porella* (Dicks.) Nees, *Drepanolejeunea hamatifolia* (Hook.) Schiffn., *Potamolejeunea Holtii* (Spr.) Greig-Sm., *Microlejeunea diversiloba* (Spr.) K. M., *Cololejeunea microscopica* (Tayl.) Schiffn. (bis Luxemburg) und *Colura calyptrifolia* (Hook.) Dum.

4. Bis zu den Britischen Inseln, Färöern und Norwegen (einzelne bis Schweden):

Diesem «*Erica cinerea*-Typus» gehören u. a. an die Laubmoose *Sphagnum strictum* Sull. (vereinzelt bis Mitteleuropa, s. Lid 1929 und Schumacher 1934), *Dicranum Scottianum* Turn. (Angaben aus den Alpen wohl falsch), *Campylopus brevipilus* Br. eur., *Rhacomitrium ellipticum* (Turn.) Br. eur., *Glyphomitrium Daviesii* (Dicks.) Br. eur., *Zygodon Stirtoni* Schimp. (bis Finnland), *Hedwigidium imberbe* (Sm.) Br. eur. und *Isothecium tenuinerve* Kindb., die Jungermanialen *Mylia cuneifolia* (Hook.) Spr., *Adelanthus decipiens* (Hook.) Mitt., *Marsupella Joergenseni* Schiffn., *Gymnomi-*

*trium crenulatum* Gottsche, *Scapania ornithopodioides* (Dill. et With.) Pears. = *planifolia* (Hook.) Dum., *Herberta Hutchinsiae* (Gottsche) Evans, *Pleurozia purpurea* (Lightf.) Lindb. (angeblich früher am Harz), *Radula aquilegia* Tayl., *Lejeunea patens* Lindb. und *Frullania microphylla* (Gottsche) Pears.; ferner der Hautfarn *Hymenophyllum peltatum* (Poir.) Desv. (von NW-Frankreich bis zu den Färöern, W-Norwegen bis Hustad, s. Karten bei Holmboe, Dahl und Degelius). *Herberta Hutchinsiae* und *Pleurozia* fand ich am Carantuohil bis 1020 m, das *Hymenophyllum*, das nach Praeger dort bis über 3000 Fuß (915 m) steigen soll, bis ca. 650 m. Auch in Schottland sollen *Pleurozia* und *Herberta Hutchinsiae* bis um 600 m, *H. adunca* bis 1220 m steigen, in W-Norwegen *Pleurozia* bis 550, *Hymenophyllum peltatum* (= *Wilsoni* Hooker) in Hordaland bis 380 m.

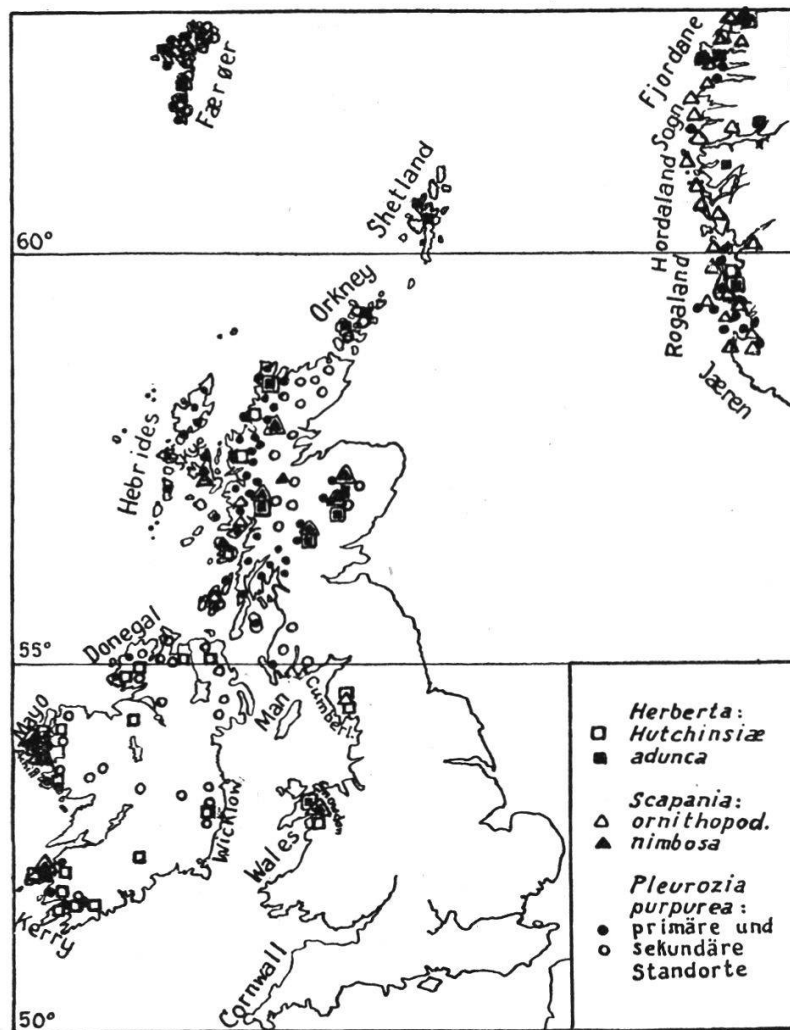


Fig. 4. Die Verbreitung einiger nordatlantischer Jungermanialen.

B. Südatlantische Gruppe:

5. Mehr oder weniger halophile Strandpflanzen (*Crithmum*-Typ): Hieher die Laubmoose *Trichostomum flavovirens* Bruch und *litorale* Mitt., *Schistidium maritimum* Br. eur., *Ulota phyllantha* Brid. u. a.; von bis an die britischen Küsten reichenden Lebermoosen nur *Petalophyllum Ralfsii* (Wils.) Gottsche; von Farnen nur *Asplenium marinum* L.

6. Lusitanische, d. h. im Norden meist nur bis Irland, im Süden nicht über die Pyrenäen reichende Arten (*Dabeocia*-Typ): Hieher an Laubmoosen *Sphagnum Pyliaiei* Brid. (nur bis zur Bretagne), *Fissidens polyphyllus* Wilson (vereinzelt bis S-Norwegen, s. Allorge in Pflanzenareale III 5) und *Tortella cirrifolia* (Schimp.) Broth. = *Trichostomum hibernicum* (Mitt.) Dix., an Jungermanialen die erst 1935 bei Killarney und 1938 in den Pyrenäen gefundene *Telaranea (Microlepidozia) nematodes* (Gottsche) Howe, *Radula Holtii* Spr., *Lejeunea lamacerina* (Gottsche) Steph. (= *planiuscula* [Lindb.] Buch) und *Macvicari* Pears. (bis Schottland, aus Irland nicht bekannt).

7. Tropisch-disjunkte und atlantisch-mediterrane, im Norden mindestens bis Irland, im Süden mindestens bis Italien reichende Arten (*Arbutus*-Typ): Dieser sehr großen Gruppe gehören u. a. an die Laubmoose *Fissidens Bambergeri* Schimp. (vereinzelt bis S-Norwegen und in die Südalpen, dort oft mit *Anogramma*), *Dialytrichia mucronata* (Brid.) Limpr. (bis um mehrere Alpenrandseen) und viele Isobryalen, wie *Zygodon conoideus* (Dicks.) Hook. et Tayl., *Cryphaea arborea* (Huds.) Lindb. = *heteromalla* (Hedw.) Mohr und *Lamyana* (Mont.) Lindb. u. a.; die Marchantialen *Targionia hypophylla* L. (bis Mitteleuropa ausstrahlend) und *Dumortiera hirsuta* (Sw.) Nees; die Jungermanialen *Fossombronia angulosa* (Dicks.) Raddi und *caespitifformis* De Not., *Plagiochila punctata* Taylor, *Lophocolea fragrans* Moris et de Not., *Scapania gracilis* (Lindb.) Kaalaas, *Calypogeia fissa* (L.) Raddi und *arguta* Mont. et Nees, *Madotheca Thuja* (Dicks.) Dum., *Radula Carringtoni* Jack, *Frullania germana* Tayl., *Jubula Hutchinsiae* (Hook.) Dum. (im Norden bis W-Schottland, im Süden vereinzelt bis in die Kolchis), *Marchesinia (Phragmicoma) Mackayi* (Hook.) Gray (wie vorige basiphil, im Norden bis W-Schottland, im Süden bis Jugosla-

wien), *Harpalejeunea ovata* (Hook.) Schiffn. (bis Färöer, W-Norwegen und Südalpen) und *Cololejeunea minutissima* (Sm.) Spr.; ferner die Farne *Ceterach officinarum* Lam. et DC., *Adiantum Capillus-Veneris* (L.) und *Hymenophyllum tunbridgense* (L.) Sm. (im Norden bis Irland und England, im Süden vereinzelt über Ligurien und Kroatien [erloschen] bis Abchasien). Die empfindlichste der drei in Europa vertretenen Hymenophyllaceen, *Vandenboschia radicans* (Swartz) Copeland (= *Trichomanes r. Hooker, europaeum* Smith und *speciosum* Willd.) ist ebenfalls tropisch-disjunkt, in Europa lusitanisch verbreitet.

8. Weniger weit, d. h. nur bis N-Frankreich oder S-England reichen u. a. folgende Arten (*Quercus Ilex*-Typ): die Laubmoose *Fissidens serrulatus* Brid. (bis Cornwall) und *Leptodon Smithii* (Dicks.) Mohr (bis S-England, Holland und Südalpen, dort meist epipetrisch, in Südeuropa mehr epixyl, auch auf der Südhemisphäre); die Lebermoose *Anthoceros Husnoti* Steph. (vereinzelt bis W-Schottland, Schwarzwald, S-Alpen), *Sphaerocarpus Michellii* Bell. und *texanus* Aust. (inkl. *europaeus* Lorbeer), *Riccia nigrella* DC. (inkl. *Pearsoni* Steph.), *Gongylanthus ericetorum* (Raddi) Nees (bis N-Frankreich), *Southbya nigrella* (De Not.) Spr. (bis N-Frankreich und Jugoslawien) und *stillicidiorum* (Raddi) Lindb. (bis Mittelfrankreich, Jugoslawien und Kolchis) u. a.; ferner der Farn *Anogramma (Gymnogramme) leptophylla* (L.) Link (bis Bretagne, Südalpen und Krim).

### C. Euryatlantische Gruppe:

9. Euryozeanische (eu-atlantische), auch in Mittel- und Südeuropa weiter verbreitete Gruppe (*Ilex*-Typ, vgl. die Karten bei Allorge, Dahl, Degelius, Greig, Herzog, Holmboe, Lagerberg, Meusel, Troll u. a.):

Hiezu von Laubmoosen mehrere Arten von *Sphagnum* (*imbriatum* Russ., *molle* Sull., *tenellum* Pears. = *molluscum* Bruch u. a.), *Dicranum* (*fulvum* Hook., *majus* Turn. u. a.) und *Campylopus* (*Schimperi* Willd., *subulatus* Schimp. = *brevifolius* Schimp., *Schwarzii* Schimp., *atrovirens* De Not., dieser u. a. im atlantischen Raum besonders auf Torf, in den Alpen nur an feuchten Silikat-

felsen), als besonders bezeichnende Art *Breutelia chrysocoma* (Dicks.) Lindb. = *arcuata* (Dicks.) Schimp. (im Nordwesten sowohl epipetrisch, wie epixyl und auf Torf sehr verbreitet bis zu den Färöern und Møre, im Süden Reliktareale bis zur Mittelschweiz und Korsika), *Ptychomitrium polyphyllum* (Dicks.) Fürnr., *Zygodon viridissimus* (Dicks.) Brown, *Neckera Besseri* (Lob.) Jur. (bis Finnland), *Hookeria lucens* (L.) Sm. (s. Karten von Haessler und Herzog), *Habrodon perpusillus* (De Not.) Lindb. und andere Fabroniaceen, *Sematophyllum demissum* (Wils.) Mitt. und andere Sematophyllaceen, *Hycomium flagellare* (Dicks.) Br. eur. (s. Allorge in Pflanzenareale III 5), *Hypnum resupinatum* Wils. u. a.; von Jungermanialen u. a. *Plagiochila spinulosa* (Dicks.) Dum. (bis Vogesen und S-Alpen), *Odontoschisma sphagni* (Dicks.) Dum., *Lepidozia pinnata* (Hook.) Dum. und *silvatica* Evans, *Microlejeunea ulicina* (Tayl.) Evans (bis W-Norwegen und N-Alpen) und *Cololejeunea Rossettiana* (Mass.) Schiffn.; von den Farnen *Osmunda regalis* L., *Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm. und *Dryopteris paleacea* (Sw.) Handel-Mazz.

10. Heute mehr oder weniger auf die Nordalpen beschränkte Arten ozeanischer Herkunft sind die Laubmoose *Tayloria Rudolphiana* (Hornsch.) Br. eur. (s. Gams 1932), *Zygodon dentatus* Breidler (vereinzelt bis Norwegen und Karpaten, s. Malta 1924/1926), *Orthotrichum callistomum* Fischer-Ooster (s. Malta 1928, Amann 1928—34), *Distichophyllum carinatum* Dixon et Nicholson (nur in einer erst postglazial besiedelbaren Klamm des Salzkammerguts) und *Brotherella Lorentziana* (Molendo) Loeske (außer in den Nordalpen von Vorarlberg bis Niederösterreich nur im W-Schwarzwald, s. Gams 1928).

11. Ozeanische Moose mit sekundärem Zentrum in den Zentralalpen. An Laubmoosen sind hier einige *Bryum*-Arten und *Leptodontium styriacum* (Jur.) Limpr. (von der Steiermark bis in die Walliser Alpen sehr zerstreut) zu nennen, als endemisch-alpiner Vertreter einer besonders auf den Anden reich entwickelten Trichostomaceengattung, von der die beiden im atlantischen Europa weitverbreiteten, wohl in die 9. Gruppe zu stellenden Arten *L. flexifolium* (Dicks.) Hampe und *recurvifolium* (Tayl.) Lindb. wahrscheinlich nur irrtümlich für die Alpen angegeben worden sind, während auch die übrigen europäischen Arten Endemiten sind (*L. gemmascens* [Mitt.] Braithw. in S-England, *L. norvegicum* Kaalaas

in S-Norwegen; eine aus den Pyrenäen beschriebene Art soll zu *Dichodontium* gehören).

Unter den Jungermanialen ist *Herberta Sendtneri* (Nees) Evans (= *Schisma Sendtneri* Nees und *Sendtnera Sauteriana* Nees, s. Gams 1930) in den schneereichsten, aber trotzdem mindestens in der letzten Eiszeit unvergletschert gebliebenen und auch über der wärmezeitlichen Waldgrenze gelegenen Teilen der Tiroler Zentralalpen zwischen Oetztal und Tauern lokalisiert und dort ein typisches Interglazialrelikt. Außerdem ist sie im Thüringerwald und Himalaja gefunden worden und wohl ebenso ein Abkömmling der ozeanisch-disjunkten *H. Hutchinsiae* wie die nordatlantische *H. adunca* (s. 2. und 4. Gruppe). Auffallenderweise scheint sie heute westlich des Oetztals ganz zu fehlen, wogegen das oft mit ihr vergesellschaftete und wohl gleichzeitig eingewanderte *Anastrophyllum Reichardti* (Gottsche) Steph. von den Peninischen und Berner Alpen bis zum Seckauer Zinken reicht, von dem auch das ozeanisch-disjunkte *A. Donianum* (s. Gruppe 2) kaum mit Recht angegeben worden ist. Zu diesem verhält sich das auch in S-Norwegen (von Aker bis Sogn) weitverbreitete *A. Reichardti* (inkl. *nardioides* Lindb.) ähnlich wie *Herberta Sendtneri* und *adunca* zu *H. Hutchinsiae* (s. Fig. 4 und 5). Diese sich heute ausschließlich vegetativ vermehrenden Jungermanialen gehören zu den typischsten Interglazialrelikten der europäischen Gebirgsflore.

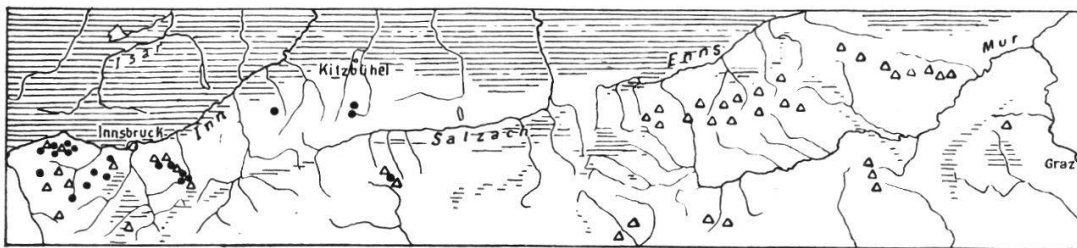


Fig. 5. Die ostalpinen Fundorte von *Herberta Sendtneri* (Nees) Evans (Punkte) und *Anastrophyllum Reichardti* (Gottsche) Steph. (Dreiecke). Die größeren Kalk- und Dolomitgebiete schraffiert.

12. Subozeanische (subatlantische), an lokalklimatisch begünstigten Orten bis in die Taiga- und Waldsteppenzonen ausstrahlende Arten (*Hedera*-Typ).

Diese sehr große Gruppe umfaßt an Laubmoosen u. a. mehrere *Sphagna* (*cuspidatum* Ehrh., *auriculatum* Schimp. u. a.), *Schistostega osmundacea* (Dicks.) Mohr (s. Gams 1928), Dicranaceen wie *Campylopus fragilis* (Dicks.) Br. eur. und *flexuosus* (L.) Brid., *Paraleucobryum enerve* (Thed.) Loeske (= *Dicranum albicans* Br. eur.) u. a., das in den ozeanischen und subozeanischen Zonen fast kosmopolitische und bis über die polaren und alpinen Schneegrenzen steigende *Rhacomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. (= *Grimmia hypnoides* [L.] Lindb.), *Aulacomnium androgynum* (L.) Schwaegr., *Thamnum alopecurum* (L.) Br. eur., *Homalia trichomanoides* (Schreb.) Br. eur., *Isothecium myosuroides* (L.) Brid., *Pterogonium gracile* (L.) Sw., *Plagiothecium undulatum* (L.) Br. eur.; an Jungermanialen u. a. *Metzgeria fruticulosa* (Dicks.) Evans, *Mylia Taylori* (Hook.) Lindb., *Anastrepta orcadensis* (Hook.) Schiffn., *Diplophyllum albicans* (L.) Dum., *Nowellia curvifolia* (Dicks.) Mitt., *Frullania fragilifolia* Tayl.; an Farnen u. a. *Blechnum Spicant* (L.) Roth, *Polypodium vulgare* L., *Asplenium Adiantum-nigrum* L., die meisten *Polystichum*-Arten und *Struthiopteris Filicastrum* All.

### III. Die Vereine der ozeanischen Archegoniaten

Ein großer Teil der biozönotischen Untersuchungen leidet noch immer darunter, daß sie sich entweder nur auf die Gefäßpflanzen beschränken oder aber allein auf die Moose oder die Flechten eines oft allzu kleinen Gebiets. Einige Versuche, Moos- und Flechtenvereine in ein System zu bringen, sind auch deswegen mißlungen, weil sie von vornherein die Vereine auf Gestein, an Bäumen und auf Waldböden als grundsätzlich verschieden bewerten und dadurch wesentliche Zusammenhänge übersehen. Mehr Berechtigung hat eine gesonderte Behandlung der Moos- und Flechtenvereine. Wo solche miteinander verbunden sind, entspricht dieses Nebeneinander, wie schon L. Willdenow und K. Schimper erkannt haben, meist einem Nacheinander, einer Sukzession, in der Moosvereine von Flechtenvereinen abgelöst werden. Das große Material, das in den Exsikkatenwerken von Allorge, Bauer, Pearson, Schiffner, Verdoorn u. a. zur Verfügung steht, ist biozönotisch noch fast gar nicht ausgewertet.

Im folgenden betrachte ich ausschließlich adnate und mehr oder weniger chamaephytische, bzw. exochomophytische bis helophytische Bryophytenvereine und von den Pteridophytenvereinen ausschließlich die der mit jenen aufs engste verbundenen *Hymenophyllum*-Arten.

Bei phylogenetischer Betrachtung ist klar, daß allgemein die adnaten und besonders die epipetrischen Vereine älter als die radikanten einschließlich der «bryochamaephytischen» und unter den Adnaten die der Algen älter als die der Bryophyten sind. Weniger selbstverständlich ist es, ob unter den adnaten Bryophyten- und Flechtenvereinen die epipetrischen oder die epiphytischen (epixylen, bzw. epi- und endophloeodischen und epiphyllen) die ursprünglicheren sind und daher voranzustellen wären.

Die Lösung dieser m. W. noch kaum ausreichend behandelten Frage sehe ich darin, daß wir neben einer wohl mindestens bis ins Karbon zurückreichenden Gruppe ausschließlicher Epipetria, zu denen die Vereine der Andreaeaceen, der meisten Grimmiaceen und Marsupellaceen, unter den Flechtenvereinen z. B. die der *Rhizocarpon*- und *Umbilicaria*-Arten gehören, eine jüngere, wohl kaum über die Kreide- oder Jurazeit zurückreichende Gruppe zu unterscheiden haben, deren meiste Vereine sowohl epipetrisch wie epiphytisch auftreten, die aber ihre optimale Entfaltung als Epiphytien in feuchtwarmen Klimaten erlangen und deren wichtigste Sippen offenbar auch in solchen entstanden sind, was sich in ihrer Wuchsform bis heute äußert. Nachdem die große Mehrzahl dieser Sippen der Jungermanialen-Unterordnung *Jubuleae* (Spruce 1885) und der Laubmoosreihe *Isobryales* (M. Fleischer 1902) angehören, fasse ich diese Sozietäten und Isöziesen, von denen ich 1927 einige Vereine als *Leucodonteta*, *Neckeraceae-Anomodonteta* und *Thamnetum* kurz beschrieben habe, nunmehr als Isöziesenklasse der *Jubuleen-Isobryalen-Sozietäten* zusammen.

Ihren größten Reichtum entfalten sie in den Regen- und Nebelwäldern der Tropen bis Makaronesien, von wo sie schon oft beschrieben worden sind. Die große Zahl der aus dem baltischen Bernstein bekannt gewordenen Jubuleen (Arten von *Frullania*, *Marchesinia*, *Lejeunea* u. a.) beweist, daß diese Gattungen mindestens bis ins Eozän zurückreichen und viele ihrer heute auf die Tropen beschränkten Vertreter damals weiter verbreitet waren als



heute. Auch Reste von Isobryalen (u. a. *Thamnium* und *Neckera*) sind aus vielen Tertiärablagerungen bekannt.

In den feuchteren Mittelmeerländern bis um die insubrischen Seen und im atlantischen Europa bis Irland sind viele dieser Vereine noch heute epiphytisch reich entwickelt, wogegen sie in den kälteren und kontinentaleren Gebieten vorwiegend bis ausschließlich epipetrisch gedeihen. Manche in Mitteleuropa weitverbreitete Isobryalen, wie *Leucodon*, *Antitrichia* und *Leptodon*, sind auf den Britischen Inseln so selten, daß ich sie in Irland überhaupt nicht gesehen habe, und auch die vorwiegend neutrophilen *Neckera*- und *Orthotrichaceen*-Vereine scheinen dort meist recht artenarm entwickelt, enthalten aber immerhin bemerkenswerte ozeanische Arten, z. B. von *Ulota*, *Zygodon*, *Frullania* und *Colura*. Durch üppigste Entfaltung und größten Reichtum an ozeanischen Archegoniaten, besonders Jubuleen und *Hymenophyllum*, sind hingegen zwei andere Isobryalenvereine ausgezeichnet, die in Mitteleuropa ausschließlich in epipetrischen, verarmten Fragmenten vertreten sind und wohl auch in Nordeuropa die Eiszeiten nur epipetrisch überdauern konnten: das streng kalkmeidende *Isothecium myosuroidis* und das basiphile *Thamnium alopecuri*.

Das epixyl(corticicol) an den atlantischen Küsten von Makaronesien, wo es besonders üppig an den Lauraceen der Lorbeerwälder entwickelt ist (s. Schiffner, Allorge, Koppe, Mägdefrau), bis Irland (besonders an *Quercus*, *Ilex*, *Arbutus*) und England (s. Watson 1936, Richards 1938, M. Martin 1938) allgemein verbreitete *Isothecium myosuroidis* ist von dort und auch aus Nordfrankreich schon oft beschrieben worden, seine epipetrischen Varianten u. a. aus Nordfrankreich (Allorge, Gaume u. a.) und vom Schwarzwald (Herzog 1943). Im «Bäumchenrasen» des meist herrschenden *Isothecium myosuroides* sind neben einzelnen Räschen von *Orthotrichaceen* und Formen von *Hypnum cupressiforme* sehr regelmäßig Arten von *Frullania* (besonders *Tamarisci*), *Plagiochila*, *Scapania* und *Metzgeria* eingestreut.

Nach den besonders vollständigen, allerdings größtenteils ziemlich inhomogenen, zu große Flächen erfassenden Aufnahmen, die Richards 1936 im auch von der I. P. E. besuchten Derrycunihy-Wald am Obersee von Killarney gemacht hat, sind auch dort die epipetrischen und exochomophytischen Vereine (boulder asso-

ciules) artenreicher als die epiphytischen (log and branch associules), wie folgende Artenzahlen zeigen:

Artenzahl der	Epipetria		modernes Holz	Epixyia
	offene	geschlossene		lebende Stämme u. Äste
Laubmoose	19	23	9	8—14
Lebermoose	25	21	10	8—10
Hautfarne	2	2	1 ( <i>Hym. pelt.</i> )	1— 2

Der Grund für diesen Unterschied ist natürlich die nach Feuchtigkeit und Azidität größere Mannigfaltigkeit der Gesteinsstandorte, unter denen auch kalkreichere mit *Thamnium* usw. sind. Den epipetrischen und epixylen Isothecieta von Killarney sind nach Richards und auch meinen Beobachtungen gemeinsam: die Laubmoose *Polytrichum attenuatum*, *Dicranum scoparium*, *Mnium hornum*, *Isothecium myosuroides*, *Thuidium tamariscinum*, *Eurhynchium Stokesii*, *Hypnum cupressiforme* var. *ericetorum*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Loeskeobryum brevirostre* und *Hylocomium splendens*; die Lebermoose *Metzgeria furcata*, *Plagiochila spinulosa* und *punctata*, *Saccogyna viticulosa*, *Scapania gracilis*, *Lepidozia reptans*, *Drepanolejeunea hamatifolia*, *Lejeunea patens* und *lamacerina*, *Frullania germana* und *Tamarisci*; von den Gefäßpflanzen *Hymenophyllum peltatum* und *Saxifraga spathularis*.

Nur epixyl gefunden wurden *Ulota crispa*, *Zygodon conoideus* und *viridissimus* (Arten der schon 1922 von Allorge beschriebenen «Ass. à *Ulota crispa* et *Orthotrichum Lyellii*») und die Jungermanialen *Riccardia palmata*, *Mylia cuneifolia*, *Nowellia curvifolia*, *Cephalozia catenulata* (wie die vorigen besonders auf modernem Holz), *Harpalejeunea ovata*, *Microlejeunea ulicina* und *Cololejeunea minutissima*. Vorwiegend epipetrisch bis exochomophytisch wachsen dagegen neben den basiphilen Arten, wie *Fissidens adiantoides*, *Thamnium alopecurum* und *Marchesinia Mackayi* auch Laubmoose wie die mehr oder weniger chamaephytischen bis helophytischen *Sphagnum plumulosum*, *Dicranum majus*, *Campylopus flexuosus*, *Hookeria lucens*, *Heterocladium heteropterum*, *Plagiothecium undulatum*, *Sematophyllum micans* u. a. und die Lebermoose *Calypogeia Trichomanis*, *fissa* und *arguta*, *Cephalozia bicuspidata*, *connivens* und *hibernica* (gleich den vorigen meist zwischen *Sphagnum*), *Scapania nemorosa* und *umbrosa*, *Lophocolea bidentata* und *fragrans*, *Harpanthus scutatus*, *Diplophyllum*

*albicans*, *Lepidozia pinnata*, *Herberta Hutchinsiae*, *Lejeunea flava* und *Cololejeunea microscopica* (wie die andern Lejeuneaceen und *Diplophyllum* besonders an *Hymenophyllum*). Auch *Hymenophyllum tunbridgense* und das um Killarney vielleicht schon ganz ausgerottete *Trichomanes (Vandenboschia) radicans* leben vorwiegend epipetrisch. Mehrere der genannten Arten, wie *Sphagnum*, *Campylopus*, *Hookeria* und *Herberta*, gehören zweifellos nicht zum Isothecietum, sondern zu in Fragmenten beigeesellten exochomophytischen Vereinen. Die vorzugsweise auf Isobryalen und Hautfarnen lebenden kleinen Lejeuneaceen sind vielleicht als Glieder eines eigenen Vereins zu bewerten.

Sehr ähnliche epixyle und epipetrische Isothecieta ebenfalls mit *Plagiochila spinulosa*, *Scapania gracilis*, *Saxifraga spathularis* usw. sah ich auch am Lough Gill bei Sligo. Wie ähnlich diese westirischen Isothecieta den von Schiffner, Allorge, Koppe u. a. aus Makaronesien beschriebenen sind, mag ein Zitat aus Mägdefraus Beschreibung der Lorbeerwälder von Tenerife (1943) zeigen: «Eine besondere Assoziation besiedelt die alten Baumstümpfe im Lorbeerwald, wie *Isothecium myosuroides* mit seiner Varietät *Bornmuelleri*, *Sematophyllum substrumulosum*, *Lejeunea flava* fast stets zusammen mit *Lophocolea fragrans*, ferner *Scapania gracilis*, *Saccogyna viticulosa* u. a.» Auch auf der Azoreninsel Flores fanden P. und V. Allorge *Isothecium myosuroides* ebenfalls u. a. mit *Heterocladium heteropterum* und *Lejeunea flava*. *Cololejeunea microscopica* wächst dort ebenso auf Lauraceenblättern wie auf *Hymenophyllum*, *Trichomanes*, *Thamnium*, *Echinodium* u. a.; *Drepanolejeunea* und *Harpalejeunea* ebenfalls auf *Hymenophyllum* und verschiedenen Laub- und Lebermoosen, *Lejeunea patens* und *Holtii* über verschiedenen Moosen und auf Gestein.

Auch die zweite ozeanische Jubuleen-Isobryalen-Sozietät, das basiphile bis subneutrophile *Thamnietum alopecuri* hat eine ganz ähnliche Gesamtverbreitung: in Mitteleuropa und von Italien bis Mittel-Skandinavien (nördlich bis Hol, 68° 8'), Finnland und in die Kaukasusländer wohl ausschließlich epipetrisch an feuchtschattigem Karbonatgestein oder kalkberieseltem Silikatgestein, wo *Thamnium* in oft nur schwer erkennbaren, unter verschiedenen Namen beschriebenen Schattenformen zusammen mit *Oxyrhynchium Swartzii* zu den am weitesten in finstere Höh-

lenräume eindringenden Moosen gehört (s. Maheu und Eberhardt). Ich fand es ebenso in verschiedenen Alpenhöhlen (z. B. im Wallis und Tessin), wie in der bei der I. P. E. 1928 in Mähren besuchten Macocha (große Wandflächen überziehend, mit *Cortusa*) und in vielen Klüften der westnorwegischen Inseln und Westirlands, so in der tiefen Doline am Gipfel von Carrowkeel. Auch das im Genfersee untergetauchte *Thamnium Lemani* Schnetzler und das aus oberitalienischen und jurassischen Höhlen beschriebene *Th. mediterraneum* Bottini sind wohl nur extreme Ökomorphosen dieser trotz ihrem hohen Alter noch so plastischen Art. In Irland wächst sie aber auch häufig auf Waldböden und am Grund von Baumstämmen mit entweder zeitweise von Kalkwasser berieselter oder sonst weniger saurer Borke, namentlich an Eschen. Während sie z. B. auf der Roßhalbinsel bei Killarney und im Auenwald des Geeragh kaum den Stammgrund übersteigt, reicht sie am Torc-Wasserfall und besonders an den efeumrankten Eschen im Knocknarea Glen bei Sligo zusammen mit *Neckera complanata* bis 3 m über den Boden und bildet z. B. um Killarney viel häufiger Sporogone als in Mitteleuropa. Zu den häufigsten Begleitern zählen neben auch im Isothecietum auftretenden Arten, wie *Saccogyna*, *Heterocladium heteropterum* und *Eurhynchium Stokesii*, stärker basiphile, wie das in ganz Europa noch weiter verbreitete *Conocephalum conicum* und die tropisch-disjunkten Lebermoose *Dumortiera hirsuta*, *Marchesinia Mackayi* und *Jubula Hutchinsiae*, alle 3 z. B. am Torc-Wasserfall, *Marchesinia* auch im Knocknarea Glen. Den Standort z. B. der *Dumortiera irrigua* (Wils.) Nees beschreibt Lindberg, der sie mit Recht nur als var. oder ssp. von *hirsuta* bewertet, treffend: «ad parietes perpendiculares, valde irroratos et umbrosissimos rupium juxta Torc Cascade». Vermutlich gehört auch die tropisch-disjunkte Hookeriacee *Cyclodictyon laetevirens* hierher, die auf den Britischen Inseln nur von wenigen Wasserfällen von Kerry bis Waterford und aus einer Höhle in Cornwall bekannt ist und dem übrigen Nord- und Mitteleuropa ganz fehlt. Wahrscheinlich haben diese Arten in lokalklimatisch begünstigten Höhlen mindestens die letzte Eiszeit überdauert.

Auch dieser Verein tritt in ganz ähnlicher Zusammensetzung in Makaronesien auf, so an feuchtschattigen Felsen von Flores *Thamnium* mit *Conocephalum*, *Dumortiera*, *Fissidens serrulatus*,

*Heterocladium heteropterum*, *Oxyrhygium Stokesii*, *Saccogyna viticulosa*, *Jubula Hutchinsiae*, *Lejeunea flava* und *Holtii*; in Schluchten auf Tenerife *Thamnium* mit *Fissidens serrulatus*, *Dumortiera*, *Marchesinia* und *Lejeunea lamacerina*.

Den adnaten Jubuleen-Isobryalen-Vereinen stehen die bryochamaephytischen Moosvereine gegenüber, von denen viele, wie besonders solche von *Sphagnum*-, *Dicranum*-, *Campylopus*-, *Racomitrium*- und *Scapania*-Arten ebensogut exochomophytisch auf Silikatgestein, wo sie Trockentorf bilden, wie helophytisch in Mooren leben. Manche exochomophytische Arten, wie *Racomitrium lanuginosum*, *Diplophyllum albicans* und *Scapania gracilis*, leiten sich deutlich von epipetrischen, dagegen nicht wie die meisten Isobryalen und Jubuleen von epiphytischen Vorfahren ab.

Wenn sie gelegentlich sogar mit *Umbilicarien* und *Andreaeen* in räumliche Verbindung treten, halte ich es doch für unzuweckmäßig, z. B. das von Grönland und Island bis zum Ural schon so oft beschriebene *Racomitrietum lanuginosi* mit *Umbilicarieta* und *Andreaeeta* zu vereinigen, wie es Frey 1921 und Krusenstjerna 1945 vorgeschlagen haben.

Mehrere dieser exochomophytischen Vereine, wie die in vollem Licht wachsenden *Racomitrieta lanuginosi* und die gedämpft Licht und gleichmäßigere Feuchtigkeit verlangenden *Diplophyllata* haben eine beinahe kosmopolitische Verbreitung von der Arktis über die Gebirge der gemäßigten und tropischen Breiten bis zur Subantarktis und sind außer in entsprechend vielen geographischen Fazies in einzelnen Teilgebieten auch in einer verarmten helophytischen Fazies entwickelt.

Besonders oft ist das gegen Frost und Wind sehr widerstandsfähige, aber an mindestens periodisch hohe Luftfeuchtigkeit gebundene *Racomitrietum lanuginosi* (*Grimmietetum hypnoidis*, *Grimmia*-Heide) aus Nordeuropa beschrieben worden. Aus England ist das Graumoos schon 1667 von Merrett, 1690 von Ray und 1724 von Dillen (als *Bryum hypnoides*, *lanuginosum*) beschrieben worden. Seine Bestände schildert Linné (*Flora suecica* 1755) treffend: «Culcitrae instar vestit passim rupes, ut super has molliter sedas». Auf Island ist das Graumoos nach Hesselbo 1912 die gemeinste Pflanze überhaupt («by far the

most common plant in Iceland»). Von der Mehrzahl der arktischen, fennoskandischen, uralischen und mitteleuropäischen *Rhacomitrieta lanuginosi* unterscheiden sich diejenigen Irlands und nach Böcher 1937 auch die der Färöer durch das vollständige Zurücktreten der in jenen meist stark vertretenen Flechten (Arten von *Ochrolechia*, *Cladonia*, *Cetraria*, *Alectoria*, *Thamnolia* u. a.). In den ausgedehnten *Rhacomitrieta* des Carantuohil sah ich nur am Gipfel ganz vereinzelt *Cetraria islandica* und ein *Stereocaulon*. Gemeinsam mit den fennoskandischen und alpinen *Rhacomitrieta* sind dagegen einige *Dicranaceen* (Arten von *Dicranum*, *Paraleucobryum*, *Dicranodontium*, *Campylopus*) und besonders *Jungermanialen* aus Gattungen wie *Mylia*, *Sphenolobus*, *Scapania* und *Herberta*, zu denen in Westirland und Schottland noch *Adelanthus*, *Pleurozia*, *Lepidozia pinnata*, *Mastigophora* u. a. kommen, in Schottland und Westnorwegen 3 *Anastrophyllum*-Arten. Die reichsten derartigen «*Rhacomitrieta jungermaniosa*» sind vom Brandon bei Cloghane (Fig. 2), von Clare Island und dem Berg Slievemore auf Achill in Westirland (Fig. 1), aus NW-Schottland und W-Norwegen (von Forsand bis Bremanger) wiederholt beschrieben und Belege in mehreren Exsikkatenwerken, wie denen Pearsons und Schiffners, ausgegeben worden.

In ihrer Zusammensetzung bestehen, wie Fig. 4 andeutet, charakteristische Unterschiede: *Scapania ornithopoda* (= *planifolia*) ist am verbreitetsten in W-Norwegen, *Sc. nimbose* in Schottland, dagegen anscheinend nicht in Irland, wo dafür *Adelanthus decipiens*, *Herberta Hutchinsiae* und *Mastigophora Woodsii* verbreiteter als im übrigen NW-Europa sind und *Adelanthus unciformis* (= *dugortiensis*) auf Achill und Clare Island seine einzigen in Europa bekannten Vorkommnisse hat. Von der Clare-Insel führt Lett nicht weniger als 221 Laub- und 127 Lebermoose an, darunter Arten wie *Mastigophora* und *Scapania nimbose* als häufig (s. auch Herzog 1926, S. 239). Nicht ganz so reiche *Rhacomitrieta jungermaniosa* habe ich an den Meenown Cliffs auf Achill (mit *Mylia Taylori*, *Scapania gracilis* und *Herberta Hutchinsiae*) und an den Karschultern von Coomloughra am Carantuohil in 400—1020 m Höhe gesehen. In ca. 500—900 m Höhe fällt dort besonders das massenhafte Auftreten von *Pleurozia purpurea*, *Herberta Hutchinsiae* und *Hymenophyllum peltatum* auf, die dort zwischen den bis ins Spätglazial eiserfüllten Karen mindestens die

spätglazialen, vielleicht auch die letzteiszeitliche Vergletscherung überdauert haben (s. Greig-Smith).

In den Rhacomitrieta jungermaniosa der Tiroler Zentralalpen werden die nordatlantischen *Anastrophyllum Donianum* und *Joergensi* durch *A. Reichhardti*, *Herberta Hutchinsiae* und *adunca* durch *H. Sendtneri* vertreten (s. Gams 1930 und Fig. 5). *Adelanthus*, *Pleurozia*, *Mastigophora* u. a. sowie *Hymenophyllum* fehlen heute ganz; *Campylopus atrovirens* und *polytrichoides* wachsen in den Alpen nur epipetrisch in tieferen, wärmeren Lagen. Das sicher belegte frühere Vorkommen von *Herberta Sendtneri* im Thüringer Wald, das angebliche von *Pleurozia* u. a. im Harz und der Fund von *Jamesoniella Carringtoni* im Interglazial des Lautaret machen immerhin wahrscheinlich, daß mehrere der heute in Mitteleuropa fehlenden Arten dort in interglazialer und z. T. auch noch in postglazialer Zeit vorhanden gewesen sind.

Helophytische Rhacomitrieta lanuginosi sind ebenfalls schon oft besonders aus den Deckmooren (blanket bogs) der Britischen Inseln und West-Norwegens beschrieben worden, so von Osvald 1925 und 1949. Sie lösen in der Regel vorangehende Sphagneta ab und können diese schließlich, wie auf vielen schottischen und nordnorwegischen Inseln (z. B. Andöya) ganz ersetzen. Unter den *Sphagna* sind neben einigen Subsecunda (*auriculatum* u. a.) besonders die Bultbildner *S. imbricatum*, *compactum* und *strictum* bemerkenswert. Lid beschreibt 1929 aus Crianlarich in Schottland eine «*Calluna-Sphagnum strictum*-Assoziation», in der als weitere Konstanten u. a. *Erica Tetralix*, *Trichophorum germanicum*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Sphagnum tenellum* u. a. und von weiteren ozeanischen Moosen u. a. *Sphagnum plumulosum*, *molle* und *americanum*, *Breutelia chrysocoma*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Pleurozia* u. a. angeführt werden. In den irischen Deckmooren wird das *Rhacomitrium* ebenfalls von mehreren dieser Arten, besonders *Sphagnum imbricatum*, *auriculatum* und *plumulosum*, *Campylopus atrovirens*, *Mylia Taylori*, *Saccogyna viticulosa*, *Scapania gracilis* und *Pleurozia purpurea* begleitet, wobei jedoch diese Arten meist in geringerer Menge und Vitalität als in den exochomophytischen Rhacomitrieta jungermaniosa auftreten. Häufiger als *Mylia Taylori* tritt *M. anomala* auf, meist mit *Odontoschisma sphagni*. *Lepidozia pinnata* wird durch *Microlepidozia setacea* ersetzt. *Herberta*,

*Mastigophora* und *Hymenophyllum* scheinen den Moor-Rhacomitrieten durchwegs zu fehlen, was wohl mehr als auf dem ungünstigeren Lokalklima auf dem geringen Alter dieser Rhacomitrieten beruht, von denen die meisten wohl erst nach dem Höhepunkt der postglazialen Wärmezeit entstanden sind. Zahlreiche Beispiele aus englischen Mooren führt W a t s o n 1932 an.

Besonders viele ozeanische Arten (mit *Sphagnum auriculatum*, *Campylopus atrovirens*, *Mylia Taylori*, *Pleurozia* usw., sowie *Potamogeton polygonifolius*, *Hypericum helodes*, *Anagallis tenella*, *Pinguicula lusitanica* usw.) treten in den Mooren von Mayo und Kerry auf bei Moorausbrüchen ausgeflossenem Torfschlamm auf, was bei dem jugendlichen Alter dieser Moorausbrüche, die wohl durchwegs nachwärmezeitlich, zumeist neuzeitlich sind, ein erhebliches Ausbreitungsvermögen der genannten Arten beweist, die weniger als z. B. *Herberta*, *Adelanthus*, *Mastigophora* usw. auf die alten Refugien beschränkt sind.

Beachtung verdient, daß auch auf dem nackten Torfschlamm von Moorausbrüchen in den Ostalpen, z. B. über dem Lunzer Obersee, *Mylia Taylori* recht häufig auftritt, oft mit *Lycopodium Selago* und *inundatum*, wogegen in den wachsenden Sphagneta, besonders den *Sphagneta fusci*, ebenso wie in ganz Nordeuropa, *Mylia anomala* zusammen mit *Microlepidozia setacea* und *Cephalozia*-Arten der wichtigste Schlenkenbildner ist.

Zum «Rhacomitrium» rechnet K r u s e n s t j e r n a auch das zuerst wohl 1912 von S c h a d e aus Sachsen beschriebene *Diplophyllum albicans*. *Diplophyllum albicans* wächst zwar nicht selten, aber stets nur vereinzelt und kümmerlich auch auf Torf, in großen Matten aber exochomophytisch an feuchten, mehr oder weniger schattigen Silikatfelsen. Das typische *Diplophyllum* ist mindestens in ganz Mittel- und Nordeuropa sehr einheitlich aus nur wenigen Moosen zusammengesetzt, neben dem bei gleichmäßiger, mittlerer Feuchtigkeit meist dominierenden *D. albicans* meist auch das mit geringerer Feuchtigkeit und Wärme auskommende und darum häufiger über die Waldgrenze (in den Alpen bis um 2600 m) steigende *D. taxifolium* und das stärker berieselte Felsflächen bekleidende *Rhacomitrium aquaticum* Brid. p. p. = *protensum* A. Br. Das typische *Diplophyllum* erreicht nur selten die Waldgrenze (in den Zentralalpen um 2300 m), dürfte daher auch in den eiszeitlichen Refugien nördlich von Nord-



frankreich kaum von Bedeutung gewesen sein. Bemerkenswert ist immerhin, daß auch in ihm, ebenso wie im Isothecietum myosuroidis, die beiden *Hymenophyllum*-Arten (*H. peltatum* bis Norwegen) ihre bevorzugten, *H. tunbridgense* in Luxemburg und den Vogesen wohl ihre einzigen Standorte haben. Sie dürften daher mindestens in Südeuropa bis Nordfrankreich, Luxemburg und Sachsen die letzte Eiszeit in lokalklimatisch begünstigten Diplophylliten überdauert haben. Ob dies auch für *Vandenboschia radicans* (= *Trichomanes radicans* var. *hibernicum* (Spruce), *europaeum* Sm. und *speciosum* Willd.) gilt, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Die übrigen ozeanischen bis subozeanischen Farne bilden hemikryptophytische bis geophytische Vereine, die ebenso wie die helophytischen Sphagneta schon so oft beschrieben worden sind, daß ich auf ihre Besprechung hier verzichten kann.

#### IV. Ergebnisse

1. Wahrscheinlich gibt es auch unter den Bryophyten keine in dem bis auf kleine Nunatakker im SW vollständig vergletschert gewesenen Irland endemische Arten. Alle für solche gehaltenen Arten sind weiter verbreitet und gehören zumeist der lusitanischen und makaronesischen Gruppe des disjunkten tropisch-ozeanischen Florenelements an. In Irland können sie nicht als Tertiärrelikte, wohl aber zum Teil als Relikte aus dem letzten warmen Interglazial gelten.

2. Die ozeanischen Archegoniaten Europas umfassen: a) die nordatlantische Gruppe, aus der mehrere Moosarten Irland zu fehlen scheinen. Von den dort vertretenen Moosen sind viele mindestens in Europa mehr oder weniger auf die Britischen Inseln beschränkt, wogegen andere ebenso wie *Hymenophyllum peltatum* und *Erica cinerea* bis zu den Färöern und W-Norwegen reichen. b) Die südatlantische Gruppe besteht aus mehr oder weniger halophilen Strandpflanzen (*Crithmum*-Typ), den lusitanischen Arten (*Dabeocia*-Typ), disjunkt-tropischen bis makaronesischen und atlantisch-mediterranen Arten (*Arbutus*-Typ) und vorwiegend mediterranen, in Irland nicht wildwachsenden Arten (*Quercus Ilex*-Typ). Diesen mehr oder weniger stenoozeanischen Typen stehen c) die euryozeanische, bisher oft euatlantisch genannte Gruppe (*Ilex*-Typ) mit mehreren, heute mehr oder weniger auf das Alpengebiet

beschränkten Moosen und d) die subozeanische oder subatlantische Gruppe (*Hedera*-Typ) gegenüber, zu welcher weitaus die meisten Dominanten der stenoozeanische Arten enthaltenden Archeogoniatenvereine gehören.

3. Diese Vereine gliedern sich, abgesehen von den hemikryptophytischen bis geophytischen Pteridophytenvereinen, in 2 genetisch und ökologisch-floristisch recht scharf geschiedene Isözienklassen:

a) Eine adnate, deren meiste Vereine sowohl epiphytisch (epixyl, z. T. auch epiphyll) wie epipetrisch, im subatlantisch-submediterranen Raum zumeist nur epipetrisch wachsen. Die große Mehrzahl ihrer Arten und namentlich ihrer Dominanten, wie das oxyphile *Isothecium myosuroides* und das neutro-basiphile *Thamnium alopecurum* sowie zahlreiche Orthotrichaceen, Neckeraceen und Leucodontaceen gehören der Laubmoosordnung Isobryales und die meisten ihrer Jungermanialen der Unterordnung Jubuleae an; sie können daher als Jubuleen-Isobryalen-Vereine zusammengefaßt werden. Beide Ordnungen haben sich wohl im Lauf des Mesophytikums aus terrestrischen Vorfahren in Anpassung an zunächst epiphytische Lebensweise entwickelt, haben aber in Nord- und Mitteleuropa die Eiszeiten wohl nur epipetrisch an lokalklimatisch begünstigten Felsflächen überdauern können (s. Dahl 1946).

b) Eine bryochamaephytische Klasse, deren zumeist subozeanische Dominanten, wie einige *Sphagna*, *Racomitrium lanuginosum* und *Diplophyllum albicans* hauptsächlich als Exochomophyten über kristallinem Gestein fast kosmopolitisch bis in die Arktis und Antarktis verbreitet sind und zweifellos auch in Nordwest- und Mitteleuropa mindestens die letzten Eiszeiten in peripheren und Nunatak-Refugien überdauern konnten. In solchen Racomitrieta und Diplophylleta konnten wohl auch die 3 europäischen Hymenophyllaceen zusammen mit mehreren Jungermanialen, wie *Anastrophyllum*- und *Herberta*-Arten die letzte Eiszeit überdauern, nicht aber in den sehr viel jüngeren und entsprechend ärmeren Moorvarianten der Sphagneta und Racomitrieta, welche letztere meist erst im Subatlantikum wärmezeitliche Sphagneta abgelöst haben. Immerhin enthalten auch diese jungen helophytischen Varianten ozeanische Arten von *Sphagnum*, *Campylopus*, *Pleurozia* und anderen Jungermanialen.

### Summary

1. Even among Bryophytes, no species seems to be endemic in Ireland. Probably all mosses hitherto considered as Hibernian endemites belong to the Lusitanian and Macaronesian groups of the disjoint oceanic Flora. None of these species are preglacial, but several interglacial relics in Ireland.

2. The oceanic Archegoniates comprise the following groups:

a) the North-Atlantic: Several mosses are confined to the British Isles (some with exclusion of Ireland), others (*Erica cinerea*-type) reach the Faeröes and Norway.

b) the South-Atlantic: with the more or less halophytic shore-group (*Crithmum*-type), the lusitanian (*Dabeocia*-type) and atlantic-mediterranean group (*Arbutus*- and *Quercus Ilex*-types).

c) the Euryoceanic («euatlantic» or *Ilex*-type) with some species more or less confined even to the Alps as interglacial or preglacial relics.

d) the large Suboceanic (subatlantic or *Hedera*-type) with the majority of the dominants of all European societies with oceanic species.

A similar division has been indepently given by Greig-Smith and K. Müller.

3. The bryophytic societies with oceanic species may be divided in 2 main groups:

a) the adnate Unions of Isobryales and Jubuleae probably originating as epiphytes (epixyles and epiphylls) from terrestrial ancestors during the Mesophytic. Most of these societies, as f. i. the oxyphilous *Isothecium myosuroidis* and the basiphilous *Thamnetum alopecuri*, occur in atlantic and west-mediterranean conditions both as epiphytia and as epipetria, in less favourable conditions (more continental, subarctic, subalpine-alpine and glacial climate) only as epipetria.

b) the bryochamaephytic Unions f. i. of *Sphagna*, *Rhacomitrium lanuginosum* and *Diplophyllum albicans* occur both as exochomophytia on siliceous rocks and boulders and as helophytia on peat, especially in blanket bogs. The helophytic variants are much younger and poorer as the exochomophytic ones. Only these contain species like *Herberta*, *Anastrophyllum* and *Hymenophyllum*, and only the exochomophytic *Rhacomitrieta jungermaniosa* and

Diplophyllata may therefore be considered in Northern Europe and in the Alps as survivors from the last warm Interglacial, probably the «Eemian» with *Rhododendron ponticum* both in the Alps and in Ireland.

LITERATUR

- Ade, A. und Koppe, Fr.: Beitrag zur Kenntnis der Moosflora der atlantischen Inseln und der Pyrenäen-Halbinsel. *Hedwigia* 81, 1942.
- Alloige, P.: Les Associations végétales du Vexin français. *Rev. gén. de Bot.* 32/33 et Thèse, Paris 1922.
- Etudes sur la flore et la végétation de l'Ouest de la France. *Bull. Soc. bot. Fr.* 71, 1924.
  - Sur l'amplitude éco-sociologique de quelques espèces atlantiques de Norvège. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel* 4, 1927.
  - Notes sur la flore bryologique de la Péninsule ibérique. *Rev. bryol.* 1928—1934.
  - Sur quelques types de disjonctions dans la flore muscinale ibérique. *Rev. bryol. et lich.* 1931.
  - *Fissidens serrulatus*, *F. polyphyllus*, *Hycocomium flagellare*. *Pflanzenareale* 3, 5, Jena 1931.
  - Contribution à la flore hépatologique des Açores (avec H. Persson). *Ann. bryol.* 2, 1938.
  - Le *Telaranea nematodes* dans les Pyrénées basques. *Bull. Soc. bot. Fr.* 86, 1939.
- Alloige, P. et V.: Sur la répartition et l'écologie des Hépatiques épiphyllées aux Açores. *Bol. Soc. Brot.* 13, 1939.
- Végétation bryologique de l'île de Flores (Açores). *Rev. bryol. et lich.* 17, 1948.
- Amann, J.: Bryogéographie de la Suisse. *Mat. pour la Flore Cryptog. Suisse* VI, 2, 1928.
- La répartition en Suisse des Muscinées de l'élément océanique. *Bull. Soc. Murith.* 51 (1933—34), 1934.
- Böcher, T. W.: Studies on the Plant-Geography of the North-atlantic Heath-formation. *K. Danske Vid. Selsk. Biol. Skr.* 1940—43.
- Boulay, N.: Etudes sur la distribution géographique des Mousses en France. Paris 1877.
- Muscinées de la France I. (Mousses) 1884, II. (Hépatiques) 1904.
- Buch, H.: *Telaranea nematodes* aus Irland. *Ann. Bryol.* 11, 1938.
- Cain, St. A. and Sharp, A. J.: Bryophytic Unions of certain Forest Types of the Great Smoky Mountains. *Amer. Midland Naturalist* 20, 1938.
- Carrington: *British Hepaticae* I—IV, 1875.
- Charlesworth, J. K.: The glacial retreat from Central and Southern Ireland. *Quart. Journ. Geol. Soc.* 84, 1928.
- Some geological observations on the origin of the Irish Fauna and Flora. *Proc. R. Irish Acad.* 39 B, 1930.
- Christ, H.: *Geographie der Farne*. Jena 1910.
- Colgan, N. a. Scully, R. W.: *Cybele hibernica*, 2nd ed., Dublin 1898.
- Conard, M. S.: British Bryologists at Killarney. *Bryologist* 40, 1937.
- Culman, P.: Un îlot de mousses atlantiques dans les Alpes françaises. *Rev. bryol.* 6, 1933.
- Dahl, E.: On different types of unglaciated areas during the Ice ages and their significance to phytogeography. *New Phytol.* 45, 1946.
- Forelesninger over norsk plantegeografi. Oslo 1950.
- Degelius, G.: Botaniska exkursioner på västra Irland. *Botan. Notiser* 1934.

- Das ozeanische Element der Strauch- und Laubflechten-Flora von Skandinavien. Acta Phytogeogr. Suec. 7, 1935.
- Dom in, K.: Grundzüge der pflanzengeographischen Verbreitung und Gliederung der Lebermoose. Sitzungsber. Böhm. Ges. d. Wiss. 1923.
- Dou in, Ch. I.: *Adelanthus Dugortiensis* Douin et H. W. Lett sp. nov. Chartres 1904.
- Les Mousses et les Hépatiques des tufs du Lautaret. Rev. gén. de Bot. 35, 1923, und 39, 1927.
- Eberhardt, A.: Une nouvelle espèce de Mousse pour la Suisse: *Thamnium mediterraneum* Bottini. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 55, 1945.
- Les formes de transition entre *Thamnium alopecurum* (L.) et *Thamnium mediterraneum* Bott. Ibid. 57, 1947.
- Erl andsson, S.: The Distribution of *Pterogonium ornithopodioides* (Huds.) Lindb. in the Scandinavian Peninsula and in Denmark. Bot. Notiser 1934.
- Farrington, A.: Unglaciated areas in southern Ireland. Irish Geogr. 1947.
- The glacial drifts of the Leinster Mountains. Journ. of Glaciol. 1, 5, 1948.
- Gams, H. (s. auch Morton u. G.): Von den Follatères zur Dent de Morcles. Beitr. z. geobot. Landesaufn. 15, 1927.
- *Brotherella Lorentziana* (Molendo) Loeske und *Distichophyllum carinatum* Dixon et Nicholson. Ann. bryol. 1, 1928.
- *Schistostega osmundacea*. Pflanzenareale 2, 1928.
- *Schisma Sendtneri*, *Breutelia arcuata* und das Rhacomitrietum lanuginosi als ozeanische Elemente in den Nordalpen. Rev. bryol. 3, 1930.
- Die Verbreitung einiger Splachnaceen und der *Oreas Martiana* in den Alpen. Ann. bryol. 5, 1932.
- Quaternary Distribution and Bryo-Cenology. In Verdoorn: Manual of Bryology, Den Haag 1932.
- Ökologie der extratropischen Pteridophyten. In Verdoorn: Manual of Pteridology, Den Haag 1938.
- Gaume, R.: Sur quelques groupements muscinaux de la forêt de Huelgoat (Finistère). Rev. bryol. et lich. (Husnot-Heft) 1944.
- Esquisse de la végétation bryologique des environs de Paris. Bull. Soc. bot. Fr. 94, 1947.
- Les Bryophytes atlantiques des environs de Paris. Rev. bryol. et lich. 17, 1948.
- Les Bryophytes méditerranéennes des environs de Paris. Ibid. 18, 1949
- Considérations générales sur la flore bryologique de Bretagne. Ibid. 1949—1951.
- Geheeb, A. u. Herzog, Th.: Bryologia Atlantica. Bibl. Bot. 73, 1910.
- Gimingham, C. H. and Robertson, E. T.: Preliminary Investigations on the Structure of Bryophytic Communities. Trans. Brit. Bryol. Soc. 1, 1950.
- Greig-Smith, P.: Evidence from Hepatics on the History of the British Flora. Journ. Ecol. 38, 1950.
- Hässler A.: *Pterygophyllum lucens*, en atlantisk typ i Skandinavien mossflora. Bot. Notiser 1924.
- Herzog, Th.: Geographie der Moose. Jena 1926.
- Moosgesellschaften des höheren Schwarzwaldes. Flora 36, 1943.
- mit K. Höfler: Kalkmoosgesellschaften um Golling. Hedwigia 82, 1944.
- Hesselbo, A.: The Bryophyta of Iceland. The Botany of Iceland 1, 1912.
- Holmboe, J.: Nogen problemer i Vestlandets plantegeografi. Naturen 1927.
- Ingham, W.: A Census Catalogue of British Hepatics, 2. ed. Darwen 1913.
- Jensen, C.: Bryophyta. Botany of the Faeröes 1, 1901.

- Jessen, K.: Studies in late quaternary deposits and Flora-history of Ireland. Proc. R. Irish Acad. 52 B, 1949.
- Jones, D. A.: Mosses and Hepatics of Killarney. Journ. Bot. 51, 1913.
- Jovet-Ast, S.: Hépatiques des Antilles françaises récoltées par P. et V. Allorge en 1937. Rev. bryol. et lich. 18, 1949.
- Les groupements des Muscinées épiphyllées aux Antilles françaises. Ibid. 1949.
- Jørgensen, E.: Lidt om udbredelsen af nogle af vore sjældneste vestlandske levermoser. Bergens Museums Aarbog 1901.
- Norges Levermoser. Bergens Museums Skrifter 16, 1934.
- Knowles, M.: The Lichens of Ireland. Proc. R. Irish Acad. 38 B, 1929, Supplement by L. Porter, ibid. 51 B, 1948.
- Krusenstjerna, E. v.: Bladmossvegetation och bladmossflora i Uppsala-trakten. Acta Phytogeogr. Suec. 19, 1945.
- Lagerberg, T., og Holmboe, J.: Vore ville planter 1—6, Tanum 1937—1940.
- Lett, H. W.: Musci and Hepaticae. Clare Island Survey 11—12, Proc. Irish Acad. 31, 1912.
- Lid, J.: An account of the *Cymbifolia* group of the *Sphagna* of Norway. Nyt Mag. f. Naturvid. 63, 1925.
- *Sphagnum strictum* Sulliv. and *Sphagnum americanum* Warnst. in Scotland. Journ. of Bot. 1929.
- Lindberg, S. O.: Hepaticae in Hibernia mense Julii 1873 lectae. Acta Soc. sc. fenn. 10, 1875.
- Loeske, L.: Monographie der europäischen Grimmiaceen. Biblioth. Bot. 101, 1930.
- Macvicar, S. M.: On the distribution of the atlantic species of Hepaticae in Scotland. Ann. Scot. Nat. Hist. Edinburgh 1904.
- The distribution of Hepaticae in Scotland. Transact. Bot. Soc. Edinburgh 25, 1910.
- Mägdefrau, K.: Die Moosvegetation der Lorbeerwälder auf Tenerife. Flora N. F. 37, 1943.
- Maheu, J.: Contribution à l'étude de la Flore souterraine de France. Ann. d. sc. nat., Bot. 3, 1906.
- Monographie des principales déformations des Muscinées cavernicoles. C. R. Congr. d. Soc. sav. (1906), Paris 1907.
- Malta, N.: Studien über die Laubmoosgattung *Zygodon* Hook. et Tayl. 1—12. Acta Univ. Latv. 5—10, 1923—24.
- Die Gattung *Zygodon* Hook. et Tayl. Eine monographische Studie. Riga 1926.
- Das kritische *Orthotrichum callistomum* Fischer-Ooster aus d. Schweiz einem südostasiatischen Typus angehörig. Acta Horti Bot. Univ. Latv. 3, 1928.
- Matthews, J. R.: The distribution of certain portions of the British Flora. Ann. of Bot. 37—51, 1923—37.
- Meusel, H.: Vergleichende Arealkunde. Berlin 1943/44.
- Mitchell, G. F.: Two interglacial deposits in South-East Ireland. Proc. R. Irish Acad. 52 B, 1948.
- Moore, D. and More, A. G.: Contributions towards a *Cybele hibernica*. Dublin 1866.
- Morton, F. und Gams, H.: Pflanzliche Höhlenkunde. Ber. d. Bundeshöhlenkomm. 2, Wien 1922.
- — Höhlenpflanzen. Speläol. Monogr. 5, Wien 1925.
- Müller, K.: Zur geographischen Verbreitung der europäischen Lebermoose und ihrer Verwertung für die allgemeine Pflanzengeographie. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 34, 1916.
- Die Lebermoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Rabenhorsts Kryptogamenflora 6, 1. Aufl. 1906—16, 2. 1939, 3. seit 1951 i. Dr.

- O s v a l d, H.: Zur Vegetation der ozeanischen Hochmoore in Norwegen. Svenska Växtsoc. Sällsk. Handl. 7, 1925.  
— Notes on the Vegetation of British and Irish Mosses. Acta Phytogeogr. Suec. 26, 1949.
- P e a r s o n, W. H.: The Hepaticae of the British Isles. London 1899—1902.  
— British Hepaticae exsiccatae 1909/10.
- P r a e g e r, R. Ll.: Irish Topographical Botany. Dublin 1901.  
— Recent views bearing on the problem of the Irish Flora and Fauna. Proc. R. Irish Acad. 41 B, 1932.  
— The Botanist in Ireland. Dublin 1934.
- R i c h a r d s, P. W.: *Telaranea nematodes* in Ireland. Brit. Bryol. Soc. Rep. (1937) 1938.  
— The bryophyte communities of a Killarney oakwood. Ann. Bryol. 11, 1938 (s. auch Rev. bryol. et lich. 20, 1951).
- S c h a d e, F. A.: Pflanzenökologische Studien an den Felswänden der Sächsischen Schweiz. Englers Bot. Jahrb. 48, 1912.  
— Über den mittleren jährlichen Wärmegenuß von *Webera nutans* und *Leptoscyphus Taylori* im Elbsandsteingebirge. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 35, 1917.
- S c h i f f n e r, V.: Kritische Bemerkungen über die europäischen Lebermoose mit Bezug auf die Exemplare des Exsiccatenwerkes Hepaticae europaeae exsiccatae. Prag 1901—05, Innsbruck 1908, Prag u. Wien 1910—1941.  
— Ein Beitrag zur Flora von Madeira, Teneriffa und Gran-Canaria. Österr. Bot. Zeitschr. 1901.
- S c h u m a c h e r, A.: *Sphagnum strictum* in Europa. Ann. Bryol. 12, 1939.
- S c u l l y, R. W.: Flora of County Kerry. Dublin 1916.
- S e a l y, J., and W e b b, D. A.: Biolog. Flora of the Brit. Isles: *Arbutus unedo* L. Journ. Ecol. 38, 1950.
- S h a r p, A. J.: Taxonomic and ecological studies of Eastern Tennessee Bryophytes. Amer. Midland Naturalist 21, 1939.
- S p r u c e, R.: in Journ. of Bot. 25, 1887, p. 33.
- S t e e r e, W.: *Bryoxiphium norvegicum*, the sword moss, as a preglacial and interglacial relic. Ecology 18, 1937.
- S t ö r m e r, P.: Bryhnia novae-angliae in Scandinavia. Ann. Bryol. 12, 1939.  
— New Records of Norwegian Bryophytes. Blyttia 5, 1947.
- T a n s l e y, A. G.: The British Islands and their Vegetation. Cambridge 1939.
- T a v a r e s, C. N. and I. M.: Hepaticological Notes. Portugaliae Acta Biol. 2, 1946—48.
- T r o l l, K.: Ozeanische Züge im Pflanzenkleid Mitteleuropas. Freie Wege vergleichender Erdkunde (D r y g a l s k i - Festgabe), 1925.
- T u r n e r, J. S. and W a t t, A. S.: The oakwoods (*Quercetum sessiliflorae*) of Killarney, Ireland. Journ. of Ecol. 27, 1939.
- V e r d o o r n, Fr.: Les Lejeunéacées de la Belgique et du Luxembourg. Rev. bryol. 2, 1929.  
— Hepaticae selectae et criticae I—VIII. Ann. Bryol. 1930—35.  
— Musci selecti et critici I—II. Ibid. 1934—35.  
— Manual of Bryology. The Hague 1932.  
— Manual of Pteridology. Ibid. 1938.
- W a t s o n, W.: The Bryophytes and Lichens of Moorland. Journ. of Ecol. 20, 1932.  
— The Bryophytes and Lichens of British Woods. Ibid. 24, 1936.
- W i s n i e w s k i, T.: Les associations des Muscinées (Bryophyta) épiphytes de la Pologne, en particulier celles de la forêt vierge de Bialowieza. Bull. Acad. Polon. 1929, 1930.
- W r i g h t, W. B.: The Geology of Killarney and Kenmare. Mem. Geol. Survey of Ireland, Dublin 1927.