

Gefässepiphyten in temperaten Wäldern

Gerhard Zotz

Vascular epiphytes are most abundant in the humid tropics with a large amount of ecological information accumulating in recent decades. Surprisingly, there is very little quantitative information on the ecology of temperate taxa. This paper summarizes the existing information on epiphytism in the temperate zone, discusses hypotheses on the abiotic conditions limiting epiphytism in non-tropical regions, and reports first results of a pilot study on epiphytic *Polypodium vulgare* L. (Polypodiaceae) in a montane forest in Central Switzerland. It is concluded that this fern can be locally abundant in temperate forests, but its occurrence is restricted to particular microsites within the canopy of particular tree species. The exact mechanism constraining vascular epiphytes in the temperate zone still awaits experimental analysis.

Keywords: Bryophytes, epiphytes, ferns, frost, temperate forests

Adresse des Autors:

PD Dr. Gerhard Zotz
Botanisches Institut
Universität Basel
Schönbeinstrasse 6
4056 Basel/Schweiz
gerhard.zotz@unibas.ch
Tel. +41 (0)61 267 35 11
Fax +41 (0)61 267 35 04

Angenommen: 15. 10. 2001

Einleitung

Während weltweit die Zahl der Aufsitzerpflanzen oder Epiphyten unter den Kormophyten auf 20 000 bis 30 000 Arten geschätzt wird (BENZING 1990), und diese Lebensform in manchen tropisch-montanen Wäldern mehr als 50% der gesamten Flora ausmachen kann (Abb. 1, KELLY et al. 1994), sind Gefässepiphyten in der gemässigten Zone selten anzutreffen. ELLENBERG (1996) geht sogar soweit zu behaupten, in mitteleuropäischen Wäldern würden sich an den auf Baumästen und Stämmen haftenden Epiphytengemeinschaften *niemals* Gefässpflanzen (Hervorhebung durch GZ) beteiligen, sondern nur Moose, Flechten und Luftalgen. Einzig in frostfreien und mindestens in der Vegetationsperiode sehr luftfeuchten Klimaten der Subtropen und im meernahen Westeuropa träten Farne wie *Polypodium vulgare* oder *Hymenophyllum tunbrigense* gelegentlich als Epiphyten auf (ELLENBERG 1996). Ähnlich, wenn auch nicht ganz so kategorisch, äussern sich NIEDER & BARTHLOTT (2001) in ihrem Übersichtsartikel über die Ökologie der Gefässepiphyten: "There are almost no vascular epiphytes in temperate zones (only where frost spells are rare; e.g., in SW England where *Polypodium vulgare* thrives on tree trunks)". Andere Autoren (z. B. LÜTTGE 1985) belassen es bei der kurzen Bemerkung, dass «in Europa» der Farn *Polypodium vulgare* gelegentlich epiphytisch vorkäme.

Obwohl die Biologie der Lebensform «Epiphyt» gerade in den letzten beiden Jahrzehnten sehr viel wissenschaftliches Interesse erfahren hat (Zusammenfassungen z. B. LÜTTGE 1989, BENZING 1990, LÜTTGE 1997, ZOTZ & HIETZ 2001), blieb dieses fast ausschliesslich auf die Tropen beschränkt. Aus dem «biologenreichen» Mitteleuropa (und auch aus Nordamerika) gibt es kaum quantitative ökologische Informationen zu Gefässepiphyten (Ausnahme z. B. SILLETT 1999). Kurze Bemerkungen zur



Abb. 1: Üppig mit Moosen und Gefäseepiphyten bewachsener Stamm in einem montanen Regenwald im Westen Panamas (ca. 1200 m NN). Auf dem Bild sind mindestens 10 Kormophytenarten aus 6 Familien zu sehen.



Abb. 2: *Tillandsia usneoides*: Diese epiphytische Bromelie überzieht hier wie Lametta die Äste einer Eiche (südliches Florida, USA, bei Sarasota).

Ökologie einzelner Arten in der taxonomischen Literatur (z. B. HESS et al. 1967, RICHARDS & EVANS 1972, LELLINGER 1985, SEBALD et al. 1990) können diesen Mangel kaum kompensieren. Dies hat den folgenden Artikel motiviert, der zunächst das Thema Epiphyten in der temperaten Zone allgemein abhandeln wird, um dann in einem zweiten Teil erste Ergebnisse von gerade begonnenen, ökologischen Untersuchungen an einem einheimischen Vertreter dieser Pflanzengruppe, *Polypodium vulgare* L., darzustellen.

Gefäseepiphyten ausserhalb der Tropen – ein Literaturüberblick

Zunächst soll hier der Begriff Epiphyt genauer definiert werden. Viele Gefässpflanzen sind auch in der gemässigten Klimazone in der Lage, auf Bäumen zu keimen und gelegentlich sogar zu fruchten (eigene Beobachtung, SHARP 1957, SILLETT 1999). Diese zufälligen Epiphyten (accidental epiphytes, BENZING 1990) werden aber von der weiteren Betrachtung ausgeschlossen. Hier verstehen wir unter Epiphyt nur solche nichtparasitischen Taxa, die in einem bestimmten Gebiet ausschliesslich (Holoepiphyt) oder zumindest regelmässig (fakultativer Epiphyt) auf einer Trägerpflanze vorkommen.

Schon vor über einem Jahrhundert hat sich der ehemalige Basler Botanikprofessor A. F. W. Schimper in seiner Monographie über die epiphytische Vegetation Amerikas ausführlich mit den Gründen der Epiphytenarmut in der temperaten Zone beschäftigt (SCHIMPER 1888). Er ging davon aus, dass der Epiphytismus ausschliesslich in den Tropen entstanden war und seiner



Abb. 3: Epiphytische Tillandsien auf einem Säulenkaktus in einem andinen Trockental im Süden Perus.



Abb. 4: Epiphytisches *Polypodium vulgare* bei Engelberg, Schweiz. Der gezeigte Tüpfelfarn wächst auf *Acer pseudoplatanus*, in einem Rasen des Rindenmooses *Leucodon sciuroides* in etwa 5 m Höhe.

Ausbreitung nordwärts niedrige Temperaturen und vor allem «geringe Feuchtigkeit» entgegenstanden. Die genannten Gründe wurden in späteren Veröffentlichungen explizit oder implizit immer wieder genannt (z. B. BENZING 1990; ZOTZ & HIETZ 2001), sind aber überraschenderweise bisher nie experimentell untersucht worden.

Behindern also wirklich Frost und Trockenheit das Vorkommen von Epiphyten in der temperaten Zone? Offensichtliche biogeographische Ausnahmen wie das warmtemperierte Neuseeland mit etwa 50 Arten von Gefäseepiphyten (OLIVER 1930, DICKINSON et al. 1993), der Nordwesten Nordamerikas (NADKARNI 1984, SILLETT & VAN PELT 2000) oder luftfeuchte Gegenden Nordkoreas mit einer Reihe von epiphytischen Farnen, Orchideen und Araliaceen (KOLBECK 1995) bekräftigen diese Vorstellung, ebenso reiche Epiphytenbestände in humiden subtropischen Gegenden (Abb. 2, DUDGEON 1923, GARTH 1964, PANDEY 1985, KIKUCHI et al. 1992).

Ohne Experiment ist der genaue Mechanismus allerdings unklar: Wirken Frost oder Trockenheit alleine, zusammen (aber zu verschiedenen Jahreszeiten), oder beide gleichzeitig? Wirken die begrenzenden Umweltfaktoren auf alle Lebensstadien gleich, also z. B. bei Farnen sowohl auf Sporophyt und Gametophyt oder nur auf eine der beiden Generationen? Viele tropische Taxa können schon durch kurzen Frost abgetötet werden (LARSON 1992, BENZING 2000). Andere Berichte belegen aber eine erstaunliche Frosttoleranz mancher tropisch-montaner Arten (HALBINGER 1941). Frost allein kann auch deswegen kaum das weitgehende Fehlen von Epiphyten in der gemässigten Zone erklären, da ja Misteln, die den Lebensraum mit Gefäseepiphyten

teilen, selbst in borealen Wäldern vorkommen (BENZING 1990). Trockenheit als solche ist ebenfalls keine ganz überzeugende Erklärung, da die epiphytische Flora in ariden Gegenden der Tropen durchaus reich entwickelt sein kann (Abb. 3). Frost-trocknis wird ebenfalls als mögliche Erklärung genannt. Die dem Epiphytismus ähnlichen Bedingungen, unter denen Pflanzen der Felsspalten und Mauerfugen die kalte Jahreszeit überdauern können, machen aber auch diese Hypothese nicht völlig überzeugend. Zusammenfassend kann also gesagt werden, dass wir bisher nicht im Detail verstehen, weshalb in der temperaten Zone die epiphytische Lebensweise bei Gefäßpflanzen eher eine Ausnahme darstellt.

***Polypodium vulgare*, ein einheimischer Epiphyt**

Der Tüpfelfarn (*Polypodium vulgare* L. s.str., Polypodiaceae, Abb. 4) gehört zu einem holarktischen Artenkomplex, in welchem die evolutionären Beziehungen der einzelnen Spezies erst in den letzten Jahren geklärt wurden (HAUFLER et al. 1995). Die acidophile Art wird meist als Felsbewohner angetroffen, sein gelegentliches Vorkommen auf Baumstümpfen oder im unteren Stammbereich lebender Bäume ist in der Literatur mehrfach dokumentiert (z. B. BARKMANN 1958, ZEMP 1988, SEBALD et al. 1990; BOUDRIE et al. 1994). Quantitative ökologische oder ökophysiologische Arbeiten gibt es für epiphytisch wachsende Individuen meines Wissens nicht, allerdings hat KAPPEN (1965) verschiedene mitteleuropäische Polypodiaceen hinsichtlich ihrer Frost-, Hitze- und Austrocknungsresistenz untersucht und dabei (terrestrische) *Polypodium vulgare* als eine der widerstandsfähigsten Arten beschrieben. Auch für das nordamerikanische Schwes-tertaxon *P. virginianum* gibt es neben einer eher anekdotischen Arbeit von JOHNSON (1921) nur quantitative Berichte zu terrestrischen Pflanzen, die sich vor allem mit der Physiologie der Austrocknungsresistenz beschäftigen (GILDNER & LARSON 1992a, GILDNER & LARSON 1992b, MATTHES-SEARS et al. 1993, REYNOLDS & BEWLEY 1993a, REYNOLDS & BEWLEY 1993b). Für zwei weitere Arten, *Polypodium glycyrrhiza* und *Polypodium scolopendri*, gibt es dagegen Daten zur Substratpräferenz epiphytisch wachsender Individuen in küstennahen Wäldern im Nordwesten der USA (SILLETT 1999).

Nach eigenen Beobachtungen kommt *P. vulgare* aber in Mitteleuropa nicht nur – wie oben beschrieben – an der Stammbasis, sondern auch im Kronenraum verschiedener Baumarten vor. Der Autor hat die Art vor allem auf mit Moos bewachsenem Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) im Bayrischen Wald, Schwarzwald und an verschiedenen Orten in den Alpen (z. B. in der Umgebung von Königsee, Brauneck und Vierwaldstätter See) regelmässig als Epiphyt angetroffen. Die im folgenden vorgestellte Arbeit hatte zum Ziel, das epiphytische Vorkommen dieses Farnes in einem bestimmten Gebiet (bei Engelberg, Schweiz) genauer zu quantifizieren. Dies soll einerseits korrelativ Rückschlüsse auf



Abb. 5: Ein «epiphytenreicher» Wald, das Untersuchungsgebiet des «Usserst Planggen» (ca. 1300 m NN) bei Engelberg, Schweiz.

Trägerbaum- und Substratpräferenzen erlauben, andererseits der ökologisch sinnvollen Planung zukünftiger physiologischer Experimente dienen. Dabei wurde ein besonderes Augenmerk darauf gelegt, wie eng die oben angedeutete Korrelation von epiphytischem Moosvorkommen und Farnbewuchs wirklich ist.

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet

Die Untersuchung wurde in der Nähe der Gerschnialp bei Engelberg, Schweiz (ca. 1300 m NN) durchgeführt. Im 200 m niedrigeren Engelberg gibt es durchschnittlich 1571 mm Niederschlag pro Jahr. Der mittlere Monatswert schwankt dort zwischen 93 mm (Februar) und 185 mm (Juli). Die mittlere Jahrestemperatur liegt bei 5.4 °C, wobei die absoluten Minima der letzten 36 Jahre bei durchschnittlich -16.4 °C lagen. Im Sommer 2001 wurden im Gebiet des «Usserst Planggen» (Abb. 5) drei je ca. 1000 m² grosse Untersuchungsflächen an einem nordwest-exponierten, schuttreichen Hang ausgewählt, dessen Vegetation ein Mosaik aus lückigem Bestand von Bäumen (v. a. *Picea abies* und *Acer pseudoplatanus*) und Hochstaudenfluren (*Aconitum napellus*, *Cicerbita alpina*, *Heracleum sphondylium* u. a.) darstellte. Innerhalb der rechteckigen Flächen wurden alle Bäume erfasst, deren Brusthöhendurchmesser (dbh) > 7 cm war. Um die Arbeit vom Boden ausführen zu können, wurde der Stammbereich nur bis 7 m Höhe nach epiphytischen Farnen abgesucht, und gegebenenfalls Anzahl und maximale Länge der Wedel sowie Wuchs-ort (Höhe, Substrat: Borke, Moospolster, Blatt- oder Strauchflechten) notiert. Bei allen Ästen in weniger als 7 m Stammhöhe und > 3 cm Durchmesser wurde gleich verfahren. Bei den Ästen

wurde auch die Länge abgeschätzt, so dass für jeden Baum die Gesamtoberfläche ermittelt werden konnte. Häufig ist die Abgrenzung von Individuen bei Arbeiten mit Epiphyten ein Problem, so auch bei *P. vulgare*. Wie bei anderen Farnarten mit langkriechenden und verzweigten Rhizomen wurden deshalb «Individuen» definiert als klar voneinander abgrenzbare Gruppen von Wedeln (ZOTZ & BÜCHE 2000). Für Stamm- und Astoberfläche wurde die Bedeckung durch Moose (> 1 cm Dicke) in 5% Stufen bestimmt. Häufige Arten waren z. B. *Antitrichia curtipendula*, *Leucodon sciuroides*, *Hypnum cupressiforme*, *Porella platyphyllo* und *Orthotrichum striatum* (Nomenklatur nach FRAHM & FREY 1992).

Statistische Analyse

Die statistische Auswertung erfolgte mit STATISTICA (StatSoft, Tulsa, USA). Lag keine Normalverteilung oder Heteroskedastizität vor, wurden die Daten vor der Analyse transformiert (SOKAL & ROHLF 1995). Die Assoziation von Moosen und Farnen wurde mit einem Vierfeldertest analysiert, wobei die realen und die erwarteten Anteile (entsprechend der Borkenflächen mit und ohne Moos) verglichen wurden.

Resultate

In den ca. 3000 m² wurden 132 Bäume mit einem Brusthöhendurchmesser >7 cm gefunden. Häufigste Art war *Acer pseudoplatanus* (70 Bäume), seltener waren *Picea abies* (33 Individuen), *Sorbus aucuparia* (16 Individuen), *Fagus sylvatica* (10 Individuen) sowie zwei weitere Arten (3 Individuen). Einzelne Bäume der beiden ersten Arten waren mehr als 15 m hoch, der dbh einer besonders grossen Fichte war 90 cm. Die Moosbedeckung konnte bei grossen Ahornbäumen 50% erreichen, während die drei anderen häufigeren Arten fast keinen (*Picea abies*, *Fagus sylvatica*) oder einen wesentlich geringeren Moosbewuchs (*Sorbus aucuparia*) aufwiesen. Insgesamt konnten ca. 280 m² Borke potenziell besiedelt werden.

Während *P. vulgare* im Untersuchungsgebiet nie auf Felsblöcken gefunden wurde, wuchsen 69 Individuen mit 974 Wedeln epiphytisch (Abb. 6). Mit einer Ausnahme waren alle Ahornbäume mit einem dbh > 35 cm von Farnen besiedelt (Abb. 7). Der dichteste Epiphytenbestand wurde auf dem grössten Ahorn (dbh = 78 cm) beobachtet; dort wuchsen 7 Individuen mit insgesamt 191 Wedeln. Die maximale Wedellänge war ca. 25 cm. Die errechnete mittlere Wuchshöhe von 4.3 ± 2.1 m (MW \pm SD, n = 69) gibt die wirklichen Verhältnisse etwas verzerrt wieder, da Epiphyten ja nur bis 7 m erfasst wurden, viele Farne aber in der oberen Kronenregion wuchsen. Diese Wuchshöhe belegt aber, dass es sich bei *P. vulgare* keineswegs um einen reinen Bewohner der Stammbasen handelt.

Die Häufigkeit von *P. vulgare* auf *Acer pseudoplatanus* korrelierte sowohl mit dessen dbh (Pearson Product Moment Kor-



Abb. 6: *Polypodium vulgare* auf einem Ast von *Acer pseudoplatanus* in etwa 10 m Höhe.

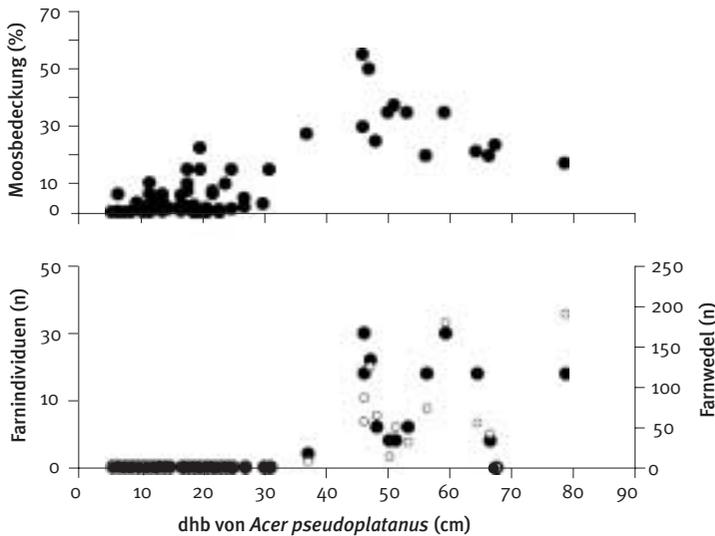


Abb. 7: Zusammenhang von Baumgröße (Brusthöhen-durchmesser, dbh) und Moosbedeckung bzw. epiphytischem Vorkommen von *P. vulgare*. Der obere Graph zeigt alle Moosrasen mit > 1 cm Dicke, der untere alle Farnindividuen (schwarze Punkte, linke Skala) und Wedel (weisse Punkte, rechte Skala).

relation, $r = 0.76$, $p < 0.001$) als auch mit der Moosdeckung (Pearson Product Moment Korrelation mit log-transformierten Deckungswerten in %, $r = 0.64$, $p < 0.001$). Um sicherzugehen, dass es sich bei der beobachteten Präferenz von *P. vulgare* für eine Baumart nicht um einen Artefakt unterschiedlicher Baumgröße handelte, wurden in einer Varianzanalyse die dbh der vier häufigeren Baumarten verglichen (Einfaktorielle ANOVA mit log-transformierten Werten, $F_{3,125} = 16.9$, $p < 0.001$). Nur *Picea abies* unterschied sich signifikant von den anderen Arten, im Mittel war deren dbh mit 42 cm etwa doppelt so gross wie der Brusthöhendurchmesser der anderen drei Arten (Scheffé-post hoc test, $p < 0.05$).

Wie erwartet, war eine deutliche Korrelation von Farnvorkommen und Moosbewuchs festzustellen. Fast alle Individuen von *P. vulgare* wuchsen in dicken Moosrasen (> 1 cm). Nur in drei Fällen wurden als Substrat niedrigere Moosrasen oder Borke notiert, obwohl nur 26 m² der verfügbaren Borke, also < 10%, mit dicken Moosrasen bewachsen war. Ein Vierfeldertest belegte die hochsignifikante Assoziation von Farn- und Moosbewuchs ($\chi^2 = 85.9$, $p < 0.001$).

Diskussion

Anders als in den feuchten Tropen stellen epiphytische Gefässpflanzen im Erscheinungsbild temperater Wälder Mitteleuropas eher eine Besonderheit dar. Dies bedeutet aber keineswegs, dass die Lebensform Epiphyt bei uns fehlt, wie von ELLENBERG (1996) behauptet. Sie kann, wie der beschriebene Bestand bei Engelberg belegt, lokal sogar sehr auffällig sein. Allerdings scheinen epiphytisch wachsende *P. vulgare* auf Sonderstandorte

beschränkt, d. h. dicke Moospolster, die sich vor allem auf grösseren und älteren Bäumen ausbilden konnten. Diese Sonderstandorte finden sich aber nicht nur an den Stammbasen, sondern auf Stamm und Ästen bis in den oberen Kronenraum grosser Bäume.

Die enge Assoziation von *P. vulgare* mit dicken Moosrasen erlaubt die Hypothese, dass dieser Farn im Untersuchungsgebiet nur deswegen so üppig auf Bergahorn wachsen kann, weil diese Baumart ein günstiges Substrat für Moose darstellt. Auch für terrestrische Arten an trockeneren Standorten können Moose bei deren Etablierung von grosser Bedeutung sein (DURING & VAN TOOREN 1990). Da die Wasserspeicherung von blanker Borke natürlich viel geringer ist als die von Boden, sollten Moose für den Wasserhaushalt epiphytischer Gefässepiphyten in vielen Wäldern eine ganz wichtige Rolle spielen. Die Assoziation von Moosen und Gefässepiphyten wurde schon häufiger so interpretiert (z. B. PESSIN 1925; SILLETT 1995), experimentelle Arbeiten, die funktionelle Analysen zuließen, sind aber selten (z. B. LAMAN 1995).

Während die Assoziation mit Moosen sicher einen gewissen Schutz vor Austrocknung in regenfreien Perioden bietet, so sollte der Schutz vor Frost für die Rhizome und vor allem für die wintergrünen Wedel von *P. vulgare* (MERGENTHALER & DAMBOLDT 1962) eher begrenzt sein. Selbst mit zusätzlichen Schneeaufgaben im Winter können bestenfalls kurzfristige Extreme, z. B. Strahlungsfröste, abgeschwächt werden (MARCHAND 1991). Wirklichen Aufschluss über die in situ Temperaturverhältnisse werden aber erst die Ergebnisse der diesen Sommer begonnenen Langzeitmessungen ergeben. Physiologische Messungen werden dann zu klären haben, wie nahe die Minimaltemperaturen im Freiland an die Toleranzgrenzen dieser Art heranreichen. Schon jetzt ist allerdings klar, dass epiphytisch wachsende *P. vulgare* in einem montanen Wald häufigem Frost ausgesetzt sind, und zwar auch die in Moos wachsenden Individuen. Vermutlich ist also die Assoziation mit Moosen in erster Linie für den Wasserhaushalt der Farne von Bedeutung.

Der vorliegende Bericht belegt, dass die Biologie temperater Gefässepiphyten noch weithin Terra incognita ist. Schon SCHIMPER (1888) wies aber darauf hin, dass eine Untersuchung der Lebensbedingungen am Rande des weltweiten Vorkommens epiphytischer Pflanzen viel über die Biologie der ganzen Gruppe beleuchten kann. Erstaunlicherweise wurde diese Forschungsmöglichkeit bisher kaum wahrgenommen. Dieser Mangel ist nicht nur für die Vertreter der temperaten Zone zu konstatieren, auch aus hochmontanen tropischen Wäldern ist wenig über die begrenzenden Umweltfaktoren bekannt. Es ist zwar naheliegend, dass dort ähnliche Faktoren wirken, Klarheit kann aber auch hier nur durch experimentelle ökophysiologische Arbeiten erfolgen. Sollte dieser Artikel solche Studien anregen, hätte er sein Ziel erreicht.

Dank

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft und das Smithsonian Tropical Research Institute haben meine Arbeiten mit tropischen Epiphyten in den letzten Jahren finanziell unterstützt. David Benzing (Oberlin College), Harry Luther (Selby Gardens, Sarasota), George Yatskievych (Missouri Botanical Garden) und Jürgen Nieder (Universität Bonn) sei für Ideen zum Thema oder für Literaturhinweise gedankt. Herzlichen Dank an Thomas Fabbro (Basel) für Mithilfe bei den Freilandarbeiten in Engelberg, und Patrick Cech und Heinz Schneider (Basel) für Hilfe mit den Digitalfotos.

Literatur

- BARKMANN JJ (1958) Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum & Co., Assen
- BENZING DH (1990) Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge University Press, Cambridge
- BENZING DH (2000) Bromeliaceae – Profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge
- BOUDRIE M, GARRAUD L & RASBACH H (1994) Discovery of *Dryopteris* × *brathatica* in France (Dryopteridaceae: Pteridophyta). *Fern Gaz* 14: 237–244
- DICKINSON KJM, MARK AF & B (1993) Ecology of lianoid/epiphyte communities in coastal podocarp forest, Haast Ecological District, New Zealand. *J Biogeogr* 20: 687–705
- DUDGEON W (1923) Succession of epiphytes in the *Quercus incana* forest at Landour, western Himalayas. Preliminary notes. *J Indian Bot Soc* 3: 270–272
- DURING HJ & VAN TOOREN BF (1990) Bryophyte interaction with other plants. *Bot J Linn Soc* 104: 79–98
- ELLENBERG H (1996) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Auflage, Ulmer Verlag, Stuttgart
- FRAHM J-P & FREY W (1992) Moosflora. 3. Auflage, Ulmer, Stuttgart
- GARTH RE (1964) The ecology of spanish moss (*Tillandsia usneoides*): its growth and distribution. *Ecology* 45: 470–481
- GILDNER BS & LARSON DW (1992a) Photosynthetic response to sunflecks in the desiccation-tolerant fern *Polypodium virginianum*. *Oecologia* 89: 390–396
- GILDNER BS & LARSON DW (1992b) Seasonal changes in photosynthesis in the desiccation-tolerant fern *Polypodium virginianum*. *Oecologia* 89: 383–389
- HALBINGER C (1941) Hardy and beautiful Mexican *Laelias*. *Am Orch Soc Bull* 10: 31–32
- HAUFLER CH, WINDHAM MD & RABE EW (1995) Reticulate evolution in the *Polypodium vulgare* complex. *Syst Bot* 20: 89–109
- HESS HE, LANDOLT E & HIRZEL R (1967) Flora der Schweiz. Birkhäuser Verlag, Basel
- JOHNSON DS (1921) *Polypodium vulgare* as an epiphyte. *Bot Gaz* 72: 237–244
- KAPPEN L (1965) Untersuchungen über den Jahreslauf der Frost-, Hitze- und Austrocknungsresistenz von Sporophyten einheimischer Polypodiaceen (Filicinae). *Flora* 155: 123–166
- KELLY DL, TANNER EVJ, NICLUGHADHA EM & Kapos V (1994) Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *J Biogeogr* 21: 421–440
- KIKUCHI T, SUBEDI MN & OHBA H (1992) Communities of epiphytic vascular plants on a Himalayan mountainside in Far Eastern Nepal. *Ecol Rev* 22: 121–128
- KOLBECK J (1995) Notes on epiphytic communities in forests of North Korea. *Preslia, Praha* 67: 41–45
- LAMAN TG (1995) *Ficus stupenda* germination and seedling establishment in a Bornean rain forest canopy. *Ecology* 76: 2617–2626
- LARSON RJ (1992) Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana* 13: 50–56

- LELLINGER DB (1985) A field manual to the ferns and fern-allies of the United States and Canada. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- LÜTTGE U (1985) Epiphyten: Evolution und Ökophysiologie. *Naturwissenschaften* 72: 557–566
- LÜTTGE U (Hrsg) (1989). Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology. Ecological Studies. Springer Verlag, Heidelberg
- LÜTTGE U (1997) Physiological ecology of tropical plants. Springer Verlag, Berlin
- MARCHAND PJ (1991) Life in the cold. 2. Auflage, University Press of New England, Hanover
- MATTHES-SEARS U, KELLY PE & LARSON DW (1993) Early spring gas exchanges and uptake of deuterium-labelled water in the poikilohydric fern *Polypodium virginianum*. *Oecologia* 95: 9–13
- MERGENTHALER O & DAMBOLDT J (1962) Die bayrischen Tüpfelfarne. *Ber Bayer Bot Ges* 35: 85–86
- NADKARNI NM (1984) Biomass and mineral capital of epiphytes in an *Acer macrophyllum* community of a temperate moist coniferous forest, Olympic Peninsula, Washington State (USA). *Can J Bot* 62: 2223–2228
- NIEDER J & BARTHLOTT W (2001) Epiphytes and their role in the tropical forest canopy. S. 23–88. In: NIEDER J & BARTHLOTT W (Hrsg) Epiphytes and canopy fauna of the Otonga rain forest (Ecuador). Results of the Bonn – Quito epiphyte project, funded by the Volkswagen Foundation, Volume 2, Books on Demand, Bonn
- OLIVER WRB (1930) New Zealand epiphytes. *J Ecol* 18: 1–50
- PANDEY PS (1985) Geography and ecology of Indian clubmosses. *Proc R Soc Edinburgh* 86B: 253–257
- PESSIN LJ (1925) An ecological study of the polypody fern *Polypodium polypodioides* as an epiphyte in Mississippi. *Ecology* 6: 17–38
- REYNOLDS TL & BEWLEY JD (1993a) Abscisic acid enhances the ability of the desiccation-tolerant fern *Polypodium virginianum* to withstand drying. *J Exp Bot* 44: 1771–1779
- REYNOLDS TL & BEWLEY JD (1993b) Characterization of protein synthetic changes in a desiccation-tolerant fern, *Polypodium virginianum*. Comparison of the effects of drying, rehydration and abscisic acid. *J Exp Bot* 44: 921–928
- RICHARDS PW & EVANS GB (1972) Biological flora of the British Isles – *Hymenophyllum*. *J Ecol* 60: 245–268
- SCHIMPER AFW (1888) Die epiphytische Vegetation Amerikas. Gustav Fischer, Jena
- SEBALD O, SEYBOLD S & PHILIPPI G (1990) Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 1. Ulmer Verlag, Stuttgart
- SHARP AJ (1957) Vascular epiphytes in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 38: 654–655
- SILLETT SC (1995) Branch epiphyte assemblages in the forest interior and on the clearcut edge of a 700-year-old Douglas fir canopy in western Oregon. *Bryologist* 98: 301–312
- SILLETT SC (1999) Tree crown structure and vascular epiphyte distribution in *Sequoia sempervirens* rain forest canopies. *Selbyana* 20: 76–97
- SILLETT SC & VAN PELT R (2000) A redwood tree whose crown is a forest canopy. *Northw Sci* 74: 34–43
- SOKAL RR & ROHLF FJ (1995) Biometry. 3. Auflage, Freeman and Co., New York
- ZEMP M (1988) Zur Kenntnis von *Polypodium* L. in der Umgebung von Basel. *Bauhinia* 9: 63–67
- ZOTZ G & BÜCHE M (2000) The epiphytic filmy ferns of a tropical lowland forest – species occurrence and habitat preferences. *Ecotropica* 6: 203–206
- ZOTZ G & HIETZ P (2001) The ecophysiology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *J Exp Bot* 52: 2067–2078