

Zufallsepiphyten – Pflanzen auf dem Weg nach oben?

Gerhard Zott^{1,2} und Claudia List¹

Vascular plants growing epiphytically on other plants, primarily trees, vary in the degree of fidelity to their living substrate. Some species are virtually never found growing terrestrially («obligate epiphytes»), whilst in other cases the majority of all individuals are soil-rooted («accidental epiphytes»). While there is a rather clear distinction between epiphytic and terrestrial plants in tropical lowland forest, the relative proportion of accidental epiphytes among the arboreal vascular flora increases towards higher altitudes and latitudes. This paper presents the results of an exploratory study on accidental epiphytes in a temperate montane forest in the Swiss Alps, summarises the existing information on accidental epiphytism (emphasising in particular the older literature, which is widely scattered, and not readily accessible through search machines), and discusses the phenomenon in an ecological and evolutionary context.

Epiphyten sind Pflanzen, die nichtparasitisch auf anderen Pflanzen wachsen (BENZING 1990). Angesichts dieser sehr allgemeinen Definition überrascht es nicht, dass bei Literaturrecherchen regelmässig mehr als 50% aller Treffer Arbeiten mit Süßwasser- und Meeresalgen ausmachen (vgl. MOFFETT 2001). Aber auch unter den Gefässpflanzen führt diese Definition nicht zu einer eindeutigen Auf trennung in zwei Gruppen, da häufig die gleiche Art sowohl terrestrisch als auch epiphytisch angetroffen wird. NIEDER & BARTHLOTT (2001) trennen deswegen «obligate Epiphyten» oder «Holoepiphyten» (>95% aller Individuen in einem Gebiet sind epiphytisch) ab von «fakultativen Epiphyten» (5–95% aller Individuen in einem Gebiet sind epiphytisch) und «Zufalls- oder Gelegenheitsepiphyten» (<5% aller Individuen in einem Gebiet sind epiphytisch). In Tieflandwäldern der Tropen ist eine relativ eindeutige Unterscheidung von «terrestrischen» und «epiphytischen» Pflanzen meist problemlos möglich (siehe z. B. CROAT 1978 oder JOHANSSON 1974), wobei manche Holoepiphyten allerdings gelegentlich auch andere Substrate nutzen (Abb. 1–3). Wie schon vor über einem Jahrhundert von SCHIMPER (1888) beobachtet, ist dieser Unterschied in der Substratnutzung zwischen beiden Gruppen in hochmontanen Wäldern der Tropen aber weit weniger ausgeprägt: In diesen niederwüchsigen, reich mit Moosen bewachsenen Beständen unterscheiden sich Boden und Baumstamm kaum in ihrer Qualität als Wurzelraum.

Während in den Tropen Gefässpflanzen einen wesentlichen Teil der gesamten pflanzlichen Biodiversität ausmachen, nimmt deren Zahl in der temperaten Zone sowohl absolut als auch relativ stark ab. Hier dominieren in erster Linie Moose und Flechten die auf Bäumen wachsende Flora (BENZING 1990). Es gibt wenige Ausnahmen dieses globalen biogeographischen

Keywords: Accidental epiphytes, bryophytes, drought, ferns, temperate forests

Adressen des Autorenteams:

¹ Botanisches Institut
Universität Basel
Schönbeinstrasse 6
4056 Basel/Schweiz

² Smithsonian Tropical Research Institute
Apdo 2072
Balboa/Panama

Korrespondenz:

¹PD Dr. Gerhard Zott
gerhard.zott@unibas.ch
Tel.: +41 (0)61 267 35 11
Fax +41 (0)61 267 35 04

Angenommen: 24.12.2002

DOI

<https://doi.org/10.12685/bauhinia.1737>

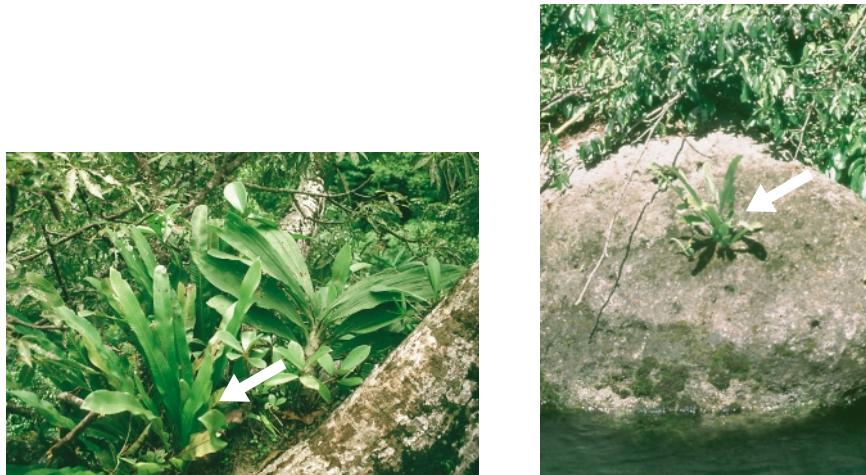


Abb. 1: Epiphytisch und lithophytisch wachsendes *Niphidium (Polypodium) crassifolium* im Tiefland Panamas. Das linke Bild zeigt den Farn auf *Ceiba pentandra* in 35 m Höhe, das rechte dieselbe Art auf einem Felsblock am Panamakanal. Allerdings ist ein lithophytisches Vorkommen bei dieser Art nur sehr selten zu beobachten.

Musters wie z. B. Neuseeland (OLIVER 1930, DAWSON & SNEDDON 1969) oder der südliche Himalaja (DUDGEON 1923, VERMA & KHULLAR 1980, GURUNG 1985) mit jeweils recht artenreichen Gefässpflanzenfamilien. Die Zusammensetzung der Epiphytengemeinschaften in temperaten Wäldern ändert sich jedoch auch in diesen Gebieten qualitativ gegenüber den Tropen, wie z. B. HOFSTEDE et al. (2001) für einen neuseeländischen *Nothofagus*-Regenwald zeigen. So fanden sich zwar durchaus mit tropischen Regenwäldern vergleichbare Artenzahlen, aber 41 der 55 epiphytisch wachsenden Taxa waren fakultative Epiphyten, nur 14 Arten waren obligat epiphytisch. In anderen temperaten Gebieten ist der Anteil «echter» Epiphyten an den auf Bäumen wachsenden Gefässpflanzen noch geringer (BÉGUINOT A & TRAVERSO 1905, OCHSNER 1928, BROWN 1948, KOLBECK 1995, ZOTZ 2002, vgl. auch RUNDEL & DILLON 1998). Auch dies hat SCHIMPER (1888) bereits angedeutet, mutmasslich er doch, dass im südlichen Himalaja wohl die meisten, wenn nicht alle Epiphyten fakultativ seien.

Obwohl es eine ganze Reihe von Veröffentlichungen gibt, die sich mit dieser Pflanzengruppe in der temperaten Zone beschäftigen (neben den oben genannten z. B. STÄGER 1908, TRINCHEI 1910, STÄGER 1912, HÄYRÉN 1942, SHARP 1957, JOHNSON 1959, MAYCOCK 1975, HICKLER 1999), geht unser Wissen selten über anekdotische Einzelbeobachtungen oder die einmalige Erfassung eines bestimmten Gebietes hinaus. Die Beschäftigung mit Zufallsepiphyten ist aber keineswegs nur eine akademische Skurilität, geht sie doch letztlich der Frage nach, was eigentlich das biologisch Besondere an Epiphyten darstellt. Bis heute ist nicht wirklich verstanden, was eine Pflanze zu einem obligaten Epiphyten macht. So können wir zwar eine Reihe vegetativer



Abb. 2: «Epiphytische» Tillandsien auf einer Stromleitung nahe Salta (Argentinien)



Abb. 3: «Epiphytischer» Farn auf einer Boje im Panamakanal

und generativer Merkmale anführen, die den meisten Holoepiphyten eigen sind (z. B. relativ kleine Samen und zumindest eine gewisse Trockenheitsresistenz, BENZING 1990), aber es gibt einerseits viele Epiphyten ohne offensichtliche Anpassungen (BARKMAN 1958), und andererseits haben auch viele rein terrestrische Pflanzen die eben genannten Eigenschaften. Nach SCHIMPER (1888) haben sich echte Epiphyten so stark an das Leben in den Bäumen angepasst, dass ihnen ein terrestrisches Leben nicht mehr möglich ist. Abgesehen davon, dass viele Epiphyten sehr wohl auch auf anderem Substrat leben können (Abb. 1–3, siehe auch PETT-RIDGE & SILVER 2002) oder auf verschiedensten Substraten kultiviert werden können, ist die Art der vermuteten «Anpassung» in vielen Fällen aber nicht klar.

Da die epiphytische Lebensweise sicher viele Male parallel in der Evolution «erfunden» worden ist, und sicher auch in der Gegenwart immer noch «erfunden» wird (vgl. z. B. GENTRY & DODSON 1987), sind alle Übergänge zwischen fast ausschliesslich terrestrisch zu fast ausschliesslich epiphytisch wachsenden Pflanzenarten zu erwarten. Das Studium der Pflanzen am «terrestrischen Rand» des Kontinuums könnte uns dabei wichtige Einsichten in die Genese des Epiphytismus bei einer Art liefern, Epiphytismus *in statu nascendi* sozusagen.

Material und Methoden

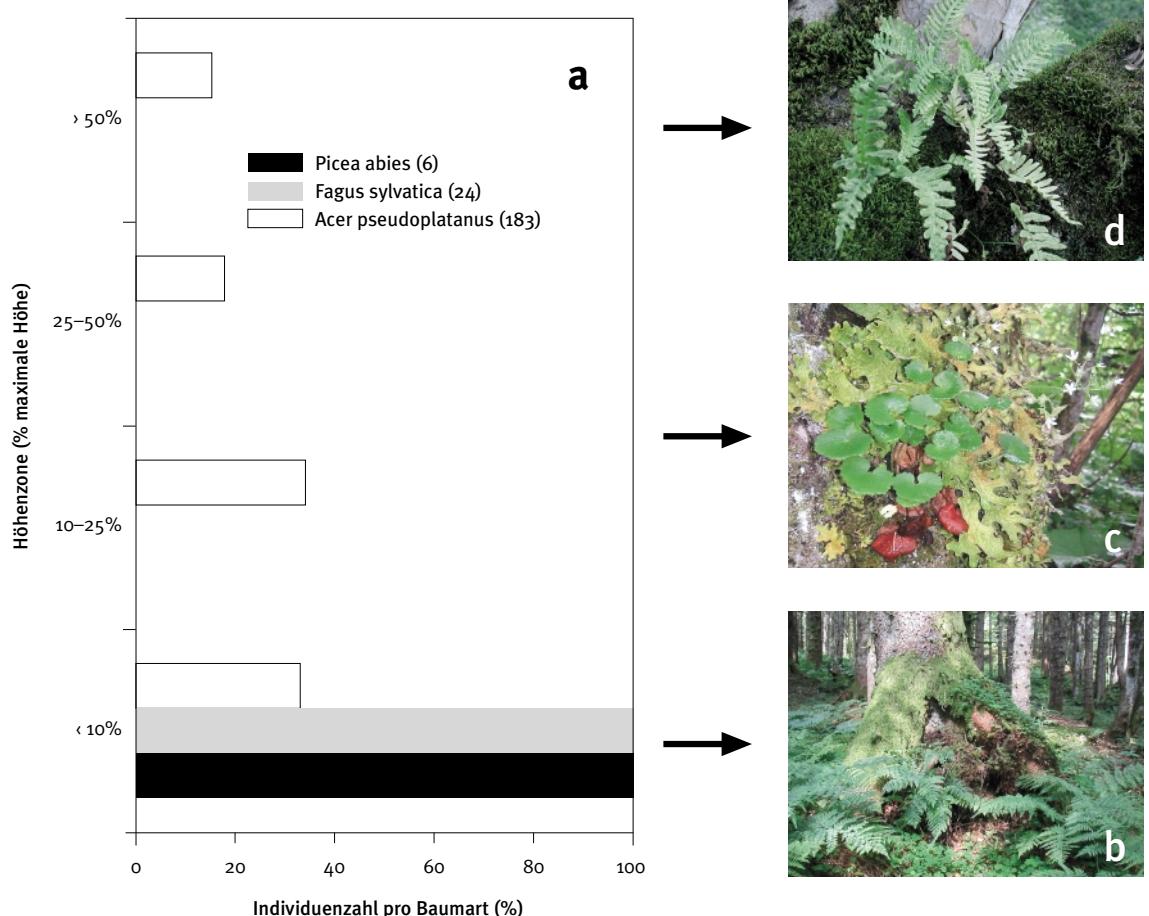
Im Folgenden dokumentieren wir das Vorkommen von epiphytisch wachsenden Gefäßpflanzen in einem Bergwald bei Engelberg, Schweiz (ca. 1300 m NN). Eine genauere Beschreibung des Untersuchungsgebietes um die Gerschnialp findet sich in ZOTZ (2002). Im Sommer 2002 wurden von den drei häufigsten

Baumarten (*Picea abies*, *Fagus sylvatica* und *Acer pseudoplatanus*) jeweils 3 bis 4 Individuen in vier getrennten, je etwa 2 ha grossen Waldflächen nach Zufall ausgewählt. Insgesamt wurden je Art 15 Bäume untersucht. Da nur bei grossen Bäumen mit Epiphyten zu rechnen ist (HÄYRÉN 1942, ZOTZ 2002), wurden nur Bäume mit einem Durchmesser von mindestens 30 cm berücksichtigt. Bei jedem Baum wurden neben Stammdurchmesser und Höhe alle epiphytisch wachsenden Gefässpflanzen erfasst (Art, Grösse, Höhe am Baum, Substrat: Borke oder Moos, Blühen oder Fruchten, Vorhandensein letztajähriger Triebe). Höher am Baum vorkommende Individuen wurden mit Hilfe eines Feldstechers beobachtet.

Für die Auswertung der vertikalen Verteilung der epiphytisch wachsenden Gefässpflanzen wurde die Baumhöhe in vier Zonen unterteilt (0–10%, 10–25%, 25–50%, 50–100% der maximalen Baumhöhe). Die Moosbedeckung der Borke eines Baumes (einbezogen wurden Stamm und grössere Äste), die im Feld in 5%-Schritten abgeschätzt wurde, wurde zur Auswertung ebenfalls in Klassen umgewandelt: 0–5%, 5–25%, 25–50% und 50–100% Bedeckungsgrad. Die statistische Auswertung erfolgte mit STATISTICA (StatSoft, Tulsa, USA). Mögliche Unterschiede der drei Baumarten in Hinblick auf Baumhöhe und Brusthörendurchmesser wurden mit einer parametrischen Varianzanalyse untersucht, Unterschiede im Bedeckungsgrad mit Moosen mit einer nicht-parametrischen Kruskal Wallis-ANOVA.

Resultate

Auf den 45 untersuchten Bäume fanden sich erstaunlich viele Gefässpflanzen (Tabelle 1). Selbst wenn die am moosbewachsenen Stammfuss in den untersten 20 cm vorkommenden und daher möglicherweise über Ausläufer oder Rhizome eingewanderten *Oxalis acetosella*-Individuen nicht berücksichtigt werden, fanden wir immer noch 213 Individuen aus 23 Arten. Bei Artenzahl, Individuenreichtum und vertikaler Verteilung am Baum gab es klare Unterschiede zwischen den Trägerbaumarten (Abb. 4): 183 Individuen (17 Arten) auf Ahorn standen 24 Individuen (11 Arten) auf Buche bzw. 6 Individuen (5 Arten) auf Fichte gegenüber. Unterschiedlich war auch der Anteil der Bäume mit Aufsitzerpflanzen. Während die Mehrzahl von *Acer* solche aufwies (in 10 von 15 Fällen), traf dies nur für etwa die Hälfte der Buchen (8 von 15) und nur 2 der untersuchten 15 Fichten zu. Zudem wurden bei Buche und Fichte nur im unteren Stammbereich epiphytisch wachsende Pflanzen beobachtet, während bei Ahorn bis in ca. 14 m Höhe Epiphyten gefunden wurden. Diese Maximalhöhe wurde für *Polypodium vulgare* notiert, aber auch andere Arten wie *Geranium robertianum* oder *Stachys sylvatica* erreichten Höhen von mehr als 5 m bzw. 4 m. Der unterschiedliche Epiphytenbewuchs der drei Baumarten kann kaum auf Unterschiede in der Baumgrösse zurückgeführt werden. Während sich im Stammdurchmesser (46 ± 18 cm;



MW \pm SD; n = 45) kein signifikanter Unterschied ergab (ANOVA, $F_{2,42} = 0.27$; p = 0.77), hatte die Baumart mit der geringsten Epiphytenanzahl, *Picea*, mit 24.7 ± 2.6 m (MW \pm SD; n = 15) die bei weitem höchsten Stämme (ANOVA, $F_{2,42} = 8.43$; p < 0.001; LSD planned comparison, p < 0.05). Der Bedeckungsgrad mit Moosen korrelierte dagegen mit der Anzahl epiphytischer Pflanzen und war bei *Acer* signifikant höher als bei den beiden anderen Arten (KW-ANOVA, p < 0.001, post-hoc Nemenyi-Test, p < 0.05). Bis auf zwei Ausnahmen wuchsen die Pflanzen nicht direkt auf der Borke, sondern in Moospolstern oder -rasen bzw. in Astgabeln oder -löchern mit Humusansammlungen. Die Mehrzahl der gefundenen Arten waren ausdauernd. Bei krautigen Pflanzen wie *Poa nemoralis* belegten vertrocknete Vorjahrestriebe ein schon längeres Vorkommen, bei holzigen war dies durch deren Größe angezeigt. Die größte Pflanze war eine ca. 4 m grosse Vogelbeere (*Sorbus aucuparia*), die in einer humusreichen Astgabel in ca. 5 m Höhe wurzelte. Vielfach wurde Blühen und Fruchten (z. B. bei *Geranium robertianum* oder *Stachys sylvatica*) bzw. bei Farnen wie *Dryopteris dilatata* oder *Polypodium vulgare* Sporangienbildung beobachtet (vgl. * in Tabelle 1).

Abb. 4: Vertikale Verteilung epiphytisch wachsender Gefässpflanzen auf drei Trägerbaumarten (je 15 Individuen). Der linke Teil der Abbildung (a) zeigt die prozentualen Anteile aller gefundenen Gefässpflanzen in vier Höhenklassen, die Zahlen in Klammer hinter den Namen der Baumarten stellen die Gesamtzahl der Individuen dar. Für Stammbasis (<10% max. Höhe), mittlerer Stammbereich (ca. 25% max. Höhe) und Krone (ca. 50% max. Höhe) ist rechts jeweils ein typischer Aspekt wiedergegeben (die Maximalhöhe lag bei 20.2 ± 5.1 m; MW \pm SD); (b) Stammbasis einer Fichte mit *Oxalis acetosella*; (c) blühende und fruchtbare *Saxifraga rotundifolia* in ca. 4 m Höhe auf Bergahorn und (d) kronenbewohnendes *Polypodium vulgare*, ebenfalls auf Bergahorn.

Tabelle 1: Epiphytisch wachsende Gefäßpflanzen nahe Gerschnialp, bei Engelberg, Schweiz. Nach Trägerbaumarten getrennt sind für jede Art jeweils die Anzahl der Keimpflanzen und der Adulten angegeben. Als «adult» galten Individuen, die entweder blühten oder fruchten oder von der Grösse her eindeutig keine Keimpflanzen mehr darstellten. Insgesamt 14 *Oxalis acetosella*, die möglicherweise über Ausläufer in die moosreiche Stammbasis einwanderten, wurden in der Gesamtbilanz nicht berücksichtigt. Alle Arten, bei denen Blühen und Fruchten (bzw. Sporangienbildung) mindestens einmal beobachtet wurde, sind durch * gekennzeichnet.

Art	Familie	<i>Picea abies</i>		<i>Fagus sylvatica</i>		<i>Acer pseudo-platanus</i>		Summe aller Individuen
		Keimlinge	Adulte	Keimlinge	Adulte	Keimlinge	Adulte	
<i>Polypodium vulgare</i>	Polypodiaceae	0	0	0	6	0	87	93*
<i>Geranium robertianum</i>	Geraniaceae	0	0	2	0	18	17	37*
<i>Urtica dioica</i>	Urticaceae	0	0	0	0	1	16	17
<i>Poa nemoralis</i>	Poaceae	0	0	0	2	0	13	15*
<i>Athyrium filix-femina</i>	Athyriaceae	1	0	2	4	0	0	7*
<i>Stachys sylvatica</i>	Lamiaceae	0	0	0	0	0	7	7*
<i>Veronica urticifolia</i>	Scrophulariaceae	0	0	0	1	0	4	5*
<i>Valeriana officinalis</i>	Valerianaceae	0	0	0	0	4	1	5*
<i>Oxalis acetosella</i>	Oxalidaceae	0	1	1	0	1	1	4*
<i>Dryopteris dilatata</i>	Aspidiaceae	0	0	1	0	0	2	3
<i>Sorbus aucuparia</i>	Rosaceae	0	1	0	0	0	2	3
<i>Milium effusum</i>	Poaceae	0	0	0	1	0	1	2*
<i>Epilobium montanum</i>	Onagraceae	0	0	0	0	0	2	2*
<i>Picea abies</i>	Pinaceae	0	0	0	0	0	2	2
<i>Galium odoratum</i>	Rubiaceae	0	2	0	0	0	0	2
<i>Petasites albus</i>	Asteraceae	0	0	0	2	0	0	2
<i>Campanula rhomboidalis</i>	Campanulaceae	0	0	0	0	0	1	1*
<i>Saxifraga rotundifolia</i>	Saxifragaceae	0	0	1	0	0	0	1*
<i>Senecio fuchsii</i>	Asteraceae	0	0	0	0	0	1	1*
<i>Viola biflora</i>	Violaceae	0	0	0	0	0	1	1*
<i>Rubus cf. idaeus</i>	Rosaceae	0	0	1	0	0	0	1
<i>Rubus fruticosus</i>	Rosaceae	0	0	0	0	0	1	1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Ericaceae	0	1	0	0	0	0	1
Summe pro Kategorie		1	5	8	16	24	159	213

Diskussion

Im Folgenden werden zuerst wichtige andere Veröffentlichungen über Zufallsepiphyten kurz geschildert, um dann zusammenfassend das Phänomen «Zufallsepiphyt» zu diskutieren. Die Mehrzahl der Arbeiten kommt aus Europa. Wahrscheinlich angeregt durch SCHIMPERS (1888) Ausführungen über die epiphytische Vegetation der Tropen, wurden in den darauf folgenden Jahrzehnten eine Vielzahl von Studien, vor allem in Norddeutschland durchgeführt (z. B. LOEW 1891, WILLIS & BURKILL 1893, GEISENHEYNER 1894, BEYER 1895, BEYLE 1903, GOLKER 1904, UGOLINI 1905, RÖMER 1906, UGOLINI 1907, VAN STEENIS 1925, VAN STEENIS 1928). Aus Nordamerika und anderen nord-temperaten Regionen liegen dagegen vergleichsweise wenige Arbeiten vor (USA: z. B. JOHNSON 1921, PESSIN 1925. Japan: SLEEP 1970, HUEBL 1988. Russland, Kaukasusregion: BERG 1950, DERZHAVINA & SHORINA 1992. Nordkorea: KOLBECK 1995).

Das Vorkommen einer grossen Anzahl an epiphytisch wachsenden Gefässpflanzen, darunter auch kleinerer Bäume, deckt sich mit den Befunden aus den nordamerikanischen Great Smoky Mountains, einem Gebiet in ähnlicher Höhenlage und mit ähnlich humidem Klima wie unser Untersuchungsgebiet (SHARP 1957). Auch dort kommen eine Vielzahl krautiger und holziger Arten epiphytisch wachsend vor, und selbst Bäume wie *Picea rubens* oder Sträucher wie *Rhododendron maximum* erreichen Fruchtreife. Wie in Engelberg sind epiphytische Blütenpflanzen nicht nur an Astgabeln und -löcher gebunden, sondern keimen und wachsen auch erfolgreich auf der Oberseite moosreicher Äste.

Sogar aus Finnland, Norwegen und Schweden wird von reichen Epiphytenvorkommen berichtet (WITTROCK 1894, HOLMBOE 1904; HÄYRÉN 1942). So fand z. B. HÄYRÉN (1942) im südlichen Finnland auf 117 Bäumen 43 epiphytisch wachsende Arten von Blütenpflanzen, die allerdings, wie in der vorliegenden Arbeit bei *Fagus* und *Picea* (Abb. 4), fast nur an den Stammbasen wuchsen. Nur in Ausnahmefällen wurden Höhen am Baum von bis zu 5 m erreicht. Wie im Süden Norwegens (HOLMBOE 1904) und Schwedens (WITTROCK 1894) war die häufigste epiphytisch wachsende Art *Sorbus aucuparia*, aber auch *Oxalis acetosella* und verschiedene Gräser waren nicht selten. Im Unterschied zu Engelberg oder den Smoky Mountains konnte allerdings Fruchtreife fast nie beobachtet werden.

Weniger überraschend als das Vorkommen von Epiphyten in Skandinavien sind üppige Epiphytenbestände im atlantisch getönten Grossbritannien (z. B. RÜBEL 1912, RICHARDS 1938, KELLY 1981; ROSE 1974) oder den Azoren (WARD 1970, BENNERT et al. 1992). So spricht RÜBEL (1912) schwärmerisch vom «fast tropischen Aspekt» der Eichenwälder im Südwesten Irlands. Wiederum kommen neben krautigen auch verholzte Pflanzen epiphytisch vor. Besonders erwähnenswert sind Massenvorkommen der besonders hygrophilen Hautfarne *Hymenophyllum*

tunbrigense und *H. peltatum*. Eine mehr formale Behandlung epiphytischer Gesellschaften Irlands findet sich in BRAUN-BLANQUET & TÜXEN (1952).

Ein grosse Anzahl älterer Arbeiten liegt über die Epiphyten auf Kopfweiden aus dem norddeutschen Tiefland vor (Literaturzusammenstellung in STÄGER 1908, vgl. auch VAN STEENIS 1925, VAN STEENIS 1928). Ebenfalls mit der Flora auf Kopfweiden und -erlen beschäftigten sich CARRIÈRE & VAN DER WERF (1977). Diese Autoren untersuchten über 700 Bäume im Osten der Niederlande und fanden mit 116 Gefäßpflanzenarten eine ausgesprochen hohe Artenvielfalt. Auf diesen Bäumen akkumulierte viel organisches Material, welches sehr nährstoffreich ist. Versuche zeigten, dass viele Arten, die nicht auf *Salix* und *Alnus* vorkamen, in diesem Material sehr hohe Keimraten aufwiesen. Ob deren Fehlen auf geringen Diasporeneintrag zurückzuführen ist oder ob andere Faktoren eine Rolle spielen, wurde allerdings nicht geklärt. Anders als bei den meisten anderen Untersuchungen wurde zwischen epiphytischem Vorkommen einer Art und dessen Vorhandensein in der unmittelbaren Umgebung eines Baumes kein Zusammenhang gefunden.

Auch für die Schweiz existieren bereits Berichte über Zufallsepiphyten (STÄGER 1908, STÄGER 1912, VARESCHI 1936). Erwähnenswert ist vor allem die sehr ausführliche Arbeit von STÄGER (1908). Während im schweizerischen Hügelland eine Vielzahl von Baumarten als Träger von epiphytisch wachsenden Pflanzen genutzt wurden, fand er – in Übereinstimmung mit der vorliegenden Arbeit (vgl. Tabelle 1) – Epiphyten im Bergwald fast ausschliesslich auf *Acer pseudoplatanus*. Auch das Artenspektrum deckte sich im untersuchten Justis- und Kiental mit unseren Beobachtungen: *Geranium robertianum*, *Oxalis acetosella* und *Polypodium vulgare* waren auch dort besonders häufig. Die winzigen Sporen des Farnes machen eine Erklärung des Vorkommen hoch in den Baumkronen einfach. Bei den beiden Phanerogamen, die ihre relativ grösseren Samen über Schleudermechanismen aktiv nur über geringe Distanzen verbreiten können, postulierte STÄGER (1908) aber zusätzlich sekundäre Myrmekochorie.

Unsere Ergebnisse (Tabelle 1, Abb. 4) stellen also keine Ausnahmeerscheinung dar: Bei aller Dominanz der Moose und Flechten in den Baumkronen temperater Wälder kommen auch bei uns eine Vielzahl von Gefäßpflanzen epiphytisch vor. Manche Arten können sich gerade im Norden Europas immer nur kurzzeitig ansiedeln (vgl. z.B. HÄYRÉN 1942), andere dagegen wachsen und gedeihen über Jahre, wobei sie ihren kompletten Lebenszyklus durchlaufen. Das Vorkommen von mehrere Meter grossen Holzpflanzen (diese Arbeit, siehe auch LOEW 1891, STÄGER 1908, SHARP 1957) und die häufige Beobachtung von Vorjahrestrieben, Blüten und Früchten (z.B. Abb. 4c, d) belegen diese Aussage. Fast keine der angetroffenen Gefäßpflanzen zeigt jedoch eine der auffälligeren morphologischen und physiologischen Spezialisierungen vieler «echter» Epiphyten (wie

wasserspeichernde Bulben, Blattzisternen, Luftwurzeln, oder Poikilohydrie, vgl. BENZING 1990). RIETZ (1893) weist allerdings auf vogelnestartig vergrösserte Wurzelköpfe bei manchen epiphytisch wachsenden Vogelbeeren hin, und angeschwollene Stengelbasen wurden auch bei anderen Holzpflanzen (*Fraxinus excelsior*, vgl. MAGNIN 1895) und Gräsern (*Holcus lanatus* und *Poa annua*, vgl. WILLIS & BURKILL 1893) beobachtet. Eine gewisse Sonderstellung nimmt der besonders austrocknungs- und frostresistente *Polypodium vulgare* ein (vgl. FRANKE 1962, KAPPEN 1965), der in unserem Untersuchungsgebiet und wohl auch generell in der montanen Stufe der nördlichen Kalkalpen eindeutig als Holoepiphyt bezeichnet werden muss (ZOTZ 2002, vgl. auch die Diskussion in FLICHE 1902 und BÉGUINOT & TRAVERSO 1905), wenngleich er für Mitteleuropa insgesamt nur als fakultativer Epiphyt gelten kann (WILMANNS 1968, OBERDORFER 1983). Es ist jedoch zweifelhaft, ob der «Epiphyten-Status» an besondere Anpassungen gekoppelt werden sollte oder daran, dass auch weniger feuchte Standorte besiedelt werden können. Solche Pflanzen wären dann nach PESSIN (1925) nur «Pseudoepiphyten». Folgt man diesem Konzept, wären viele hygrophile Hautfarne konsequenterweise keine «echten» Epiphyten. Wie oft in der Ökologie ist ein starres Denken in Kategorien nicht sehr hilfreich – angesichts des Kontinuums von rein terrestrischer zu rein epiphytischer Lebensweise können Klasseneinteilungen natürlich nur grobe Hilfsmittel sein (CURTIS 1952).

Die häufigeren Zufallsepiphyten zeigen eine erstaunliche Stetigkeit in geographisch weit auseinander liegenden Untersuchungsgebieten. So sind in der Schweiz (Tabelle 1, STÄGER 1908), in Österreich (SABIDUSSI 1894), in Norddeutschland (RIETZ 1893, JAAP 1895, JAAP 1897) als auch im südlichen Skandinavien (WITTROCK 1894, HOLMBOE 1904, HÄYRÉN 1942) *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*, *Urtica dioica*, *Oxalis acetosella* und *Poa* spp. (vor allem *Poa nemoralis*) fast immer stark vertreten. Floristische Ähnlichkeiten zwischen unserem Untersuchungsgebiet bestehen aber auch mit dem ozeanisch getönten Grossbritannien (RÜBEL 1912), an der Ostseeküste (LOEW 1891), dem warm-temperaten Kaukasus (BERG 1950) oder dem temperaten Südkanada (MAYCOCK 1975). All diesen gemein ist z. B. das recht häufige Vorkommen von epiphytisch wachsenden *Geranium robertianum* und *Polypodium vulgare* (bzw. *P. virginianum*). Insofern stellen die bei uns epiphytisch wachsenden Gefäßpflanzen keineswegs eine reine Zufallsauswahl der lokalen Flora dar. Das nur sporadische Vorkommen bzw. vollständige Fehlen der meisten anderen Taxa belegt die starke Filterwirkung des epiphytischen Habitats (zur Theorie vgl. BAZZAZ 1991, ZOBEL 1997). Diese Filterwirkung (wahrscheinlich v.a. durch Wasserstress) lässt sich aber nicht mit einigen wenigen Merkmalen in Lebensform, Diasporengröße oder Physiologie korrelieren – so unterscheiden sich z. B. die epiphytisch vorkommenden Arten in keinem ihrer Zeigerwerte (vgl. LANDOLT 1977) von der lokalen terrestrischen Flora (Zotz & List, unveröff. Resultate). Einige der häufigeren

Arten weisen Pioniercharakter auf (z.B. *Urtica dioica* oder *Geranium robertianum*), was als Präadaptation für die Eroberung des epiphytischen Lebensraums interpretierbar werden könnte. Insgesamt sind aber auch die häufigeren Taxa pflanzensoziologisch ausgesprochen heterogen (vgl. OBERDORFER 1983). Sicher ausgeschlossen werden kann jedoch, dass epiphytisch wachsende Pflanzen an Nährstoffarmut angepasst sein müssen: Viele der häufigen Arten sind sogar ausgesprochene Nährstoffzeiger (z.B. *Stachys sylvatica* oder *Urtica dioica*). Welchen Beitrag epiphytische Individuen einer vor allem terrestrisch wachsenden Art zur Dynamik einer lokalen Population leisten, wie häufig es zur Etablierung auf Borke vs. Boden kommt, ob es Unterschiede in Morphologie, Physiologie oder Wachstum zwischen epiphytisch und terrestrisch wachsenden Individuen gibt, sind weitgehend ungeklärte Fragen (vgl. aber RADA & JAIMEZ 1992 für den tropisch-montanen *Anthurium bredemeyeri*). Solche Untersuchungen könnten sicher wichtige Einsichten in die Evolution des Epiphytismus bringen.

Nach SCHIMPER (1888) sind «Zufallsepiphyten» ein evolutives Übergangsstadium zum echten Epiphytismus. Nach seiner Vorstellung sei die erfolgreiche Eroberung des epiphytischen Habitats aber nur in der tropischen Zone möglich. Die extratropisch vorkommenden Epiphyten seien mit ganz wenigen Ausnahmen, wie z.B. im Himalaja oder in Neuseeland, an niedrigere Temperaturen angepasste *tropische* Taxa (z.B. *Polypodium polypodioides* in Nordamerika). Autochthonen Epiphytismus schloss er für Nordamerika oder Europa weitgehend aus. Auch die fast genau ein Jahrhundert danach erschienene, einflussreiche Übersichtsarbeit von GENTRY & DODSON (1987) über Gefässpflanzen stimmt dem zu. Keine der beiden Arbeiten liefert aber eine befriedigende Antwort auf die Frage, warum sich nicht zumindest in Habitaten mit hoher Feuchtigkeit (z.B. Bergwäldern, in Küstennähe) auch auf der Nordhalbkugel Epiphytismus entwickelt haben sollte. Obwohl die Filterwirkung der Eiszeiten eine mögliche Erklärung darstellt, bleibt dies spekulativ angesichts des fast vollständigen Fehlens fossiler Epiphyten aus dem Tertiär (POOLE & PAGE 2000).

Die hier besprochenen Arbeiten belegen klar, dass – anders als von SCHIMPER (1888) und GENTRY & DODSON (1987) nahegelegt – auch in der temperaten Zone der Kronenraum keineswegs eine «Gefässpflanzenwüste» darstellen muss. Eine Reihe von autochthonen Arten hat an geeigneten Stellen (z.B. Moospolstern auf Stamm und Ästen, oder Astlöchern mit Humusansammlungen) den «Sprung nach oben» geschafft. Nur wenige Arten sind dabei allerdings so erfolgreich wie *Polypodium vulgare*, dessen epiphytische Vorkommen in den Alpen (ZOTZ 2002) an lokaler Abundanz vielen tropischen Epiphyten kaum nachstehen.

Dank

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Bonn), das Smithsonian Tropical Research Institute (Panama), die Schimperstiftung (Stuttgart) und die Freiwillige Akademische Gemeinschaft (Basel) haben die Arbeiten des Erstautors mit Epiphyten finanziell unterstützt. Prof. R. Gradstein (Göttingen) sei für die Besorgung der Arbeit von CARRIÈRE & VAN DER WERF, Dr. P. Hietz (Wien) für die der Arbeit von SABIDUSSI gedankt. Herzlichen Dank an Prof. Ch. Körner (Basel) für die Überlassung eines Digitalfotos. Dank auch an PD Dr. J. Stöcklin und Dr. P. Hietz für fruchtbare Diskussionen über das Thema.

Literatur

- BARKMAN JJ (1958) Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum & Co., Assen. 628 pp
- BAZZAZ FA (1991) Habitat selection in plants. Am Nat 137: S116–S130
- BÉGUINOT A & TRAVERSO GB (1905) Ricerche intorno alle «arboricole» della flora italiana. N Giorn Bot Ital n.s. 12: 495–589
- BENNERT HW, GIERS A, GÜLDENPFENNING S, HERBIK A & KATHEDER A (1992) Some new observations on the fern flora of the Azores. Brit Fern Gaz 14: 146–148
- BENZING DH (1990) Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge University Press, Cambridge. 354 pp
- BERG LS (1950) Natural regions of the U.S.S.R. Macmillan Publishing Company, New York. 436 pp
- BEYER R (1895) Ergebnisse der bisherigen Arbeiten bezüglich der Überpflanzen außerhalb der Tropen. Verh Bot Ver Prov Brandenburg 37: 105–129
- BEYLE M (1903) Überpflanzen bei Campow am Ratzeburger See. Dtsch Bot Monatsschr 21: 5–8
- BRAUN-BLANQUET J & TÜXEN R (1952) Irische Pflanzengesellschaften. In: Lüdi W (Hrsg) Die Pflanzengesellschaften Irlands, Hans Huber, Bern. pp 224–420
- BROWN BI (1948) A study of the distribution of epiphytic plants in New York. Am Midl Nat 39: 457–497
- CARRIÈRE C & VAN DER WERF D (1977) Plantengroei op Knotwilgen en andere geknotte Bomen. Wetensch Med KNNV 123: 1–76
- CROAT TB (1978) Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, Stanford. 943 pp
- CURTIS JT (1952) Outline for ecological life history studies of vascular epiphytic plants. Ecology 33: 550–55
- DAWSON JW & SNEDDON BV (1969) The New Zealand rain forest: a comparison with tropical rain forest. Pacific Sci 23: 131–147
- DERZHAVINA NM & SHORINA NI (1992) Structure and dynamics of cenopopulational aggregations of *Polypodium vulgare* (Polypodiaceae) in forest of western Transcaucasia (in russisch). Bot Zhurnal St Petersburg 77: 47–54
- DUDGEON W (1923) Succession of epiphytes in the *Quercus incana* forest at Landour, western Himalayas. Preliminary notes. J Indian Bot Soc 3: 270–272
- FЛИCHE P (1902) Note sur l'epiphytisme du *Polypodium vulgare* L. Bull Soc Bot France 49: 53–64
- FRANKE I (1962) Untersuchungen über den Einfluss des Frostes auf Blattparenchymzellen von *Polypodium vulgare*. Protoplasma 55: 63–88
- GEISENHEYNER L (1894) Zur epiphytischen Kopfweidenflora. Verh Bot Ver Prov Brandenburg 36: LVII–LX
- GENTRY AH & DODSON CH (1987) Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. Ann Mo Bot Gard 74: 205–233
- GOLKER J (1904) Überpflanzen. Carinthia II 94: 241–244
- GURUNG VDL (1985) Ecological observations on the pteridophyte flora of Langtang National Park, Central Nepal. Fern Gaz 13: 25–32
- HÄYRÉN E (1942) Kärlväxter samm accidentella epifyter in Finland.

- Acta Soc Fauna Flora Fennica 63: 1–28
- HICKLER MG (1999) Notes on the habits and life-history of *Bidens discoidea*: an epiphyte in Massachusetts floodplain ponds. Rhodora 101: 298–299
- HOFSTEDE RGM, DICKINSON KJM & MARK AF (2001) Distribution, abundance and biomass of epiphytic lianoid communities in a New Zealand lowland *Nothofagus*-podocarp temperate rain forest: tropical comparisons. J Biogeogr 28: 1033–1049
- HOLMBOE J (1904) Hoiere epifytisk planteliv i Norge. Christiania Vid Selsk Forh 6: 1–40
- HUEBL E (1988) Die sommergrünen Wälder Japans und Westasiens, ein floristisch-klimatographischer Vergleich. Veröff Geobot Inst ETH, Stiftung Rübel, Zürich 98: 225–298
- JAAP O (1895) Kopfweiden-Überpflanzen bei Triglitz in der Prignitz. Verh Bot Ver Prov Brandenb 37: 101–104
- JAAP O (1897) Auf Bäumen wachsende Gefäßpflanzen in der Umgebung von Hamburg. Verh Naturw Ver Hamburg: 1–17
- JOHANSSON D (1974) Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. Acta Phytogeogr Suec 59: 1–136
- JOHNSEN TN (1959) An epiphytic prickly-pear cactus. Ecology 40: 324
- 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 Sporenyten einheimischer Polypodiaceen (*Filicinae*). Flora 155: 123–166
- KELLY DL (1981) The native forest vegetation of Killarney, South-West Ireland: an ecological account. J Ecol 69: 437–472
- KOLBECK J (1995) Notes on epiphytic communities in forests of North Korea. Preslia, Praha 67: 41–45
- LANDOLT E (1977) Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Zürich. 208 pp
- LOEW E (1891) Anfänge epiphytischer Lebensweise bei Gefäßpflanzen Norddeutschlands. Verh Bot Ver Prov Brandenb 33: 63–71
- MAGNIN A (1895) Florule adventive des saules têtards de la région Lyonnaise. H Georg, Lyon. 48 pp
- MAYCOCK PF (1975) Vascular epiphytes in southern deciduous forests of Ontario. Can J Bot 53: 988–1015
- MOFFETT MW (2001) The nature and limits of canopy biology. Selbyana 22: 155–179
- NIEDER J & BARTHLOTT W (2001) Epiphytes and their role in the tropical forest canopy. In: Nieder J & Barthlott W (eds) Epiphytes and canopy fauna of the Otonga rain forest (Ecuador). Results of the Bonn-Quito epiphyte project, funded by the Volkswagen Foundation, 2, Books on Demand, Bonn, pp 23–88
- OBERDORFER E (1983) Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 5. Aufl., Ulmer Verlag, Stuttgart. 1051 pp
- OCHSNER F (1928) Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz (insbesondere des schweizerischen Mittellandes). Jb St Gall Naturw Ges 63: 1–108
- OLIVER WRB (1930) New Zealand epiphytes. J Ecol 18: 1–50
- PESSIN LJ (1925) An ecological study of the polypody fern *Polypodium polypodioides* as an epiphyte in Mississippi. Ecology 6: 17–38
- PETT-RIDGE J & SILVER WL (2002) Survival, growth, and ecosystem dynamics of displaced bromeliads in a montane tropical forest. Biotropica 34: 211–224
- POOLE I & PAGE CN (2000) A fossil fern indicator of epiphytism in a Tertiary flora. New Phytol 148: 117–125
- RADA F & JAIMEZ R (1992) Comparative ecophysiology and anatomy of terrestrial and epiphytic *Anthurium bremeyeri* Schott in a tropical Andean cloud forest. J Exp Bot 43: 723–727
- RICHARDS PW (1938) The bryophyte communities of a Killarney oakwood. Ann Bryol 11: 108–130
- RIETZ R (1893) Ein weiterer Beitrag zur Florula der Kopfweiden. Verh Bot Ver Prov Brandenb. 35: 88–94
- RÖMER J (1906) Überpflanzen auf Weiden. Aus der Natur 2: 403–404
- ROSE F (1974) The epiphytes of oak. In: Morris MG & Perring FH (eds) The British oak: its history and natural history, Botanical Society of the British Isles, Faringdon. pp 250–273
- RÜBEL EA (1912) The international phytogeographical excursion

- in the British Isles. V. The Killarney woods. *New Phytol* 11: 54–57
- RUNDEL PW & DILLON MO (1998) Ecological patterns in the Bromeliaceae of the lomas formations of Coastal Chile and Peru. *Pl Syst Evol* 212: 261–278
- SABIDUSSI H (1894) «Überpflanzen» der Flora Kärntens. *Carinthia* II 84: 180–221
- SCHIMPER AFW (1888) Die epiphytische Vegetation Amerikas. Gustav Fischer, Jena. 162 pp
- SHARP AJ (1957) Vascular epiphytes in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 38: 654–655
- SLEEP A (1970) An introduction to the ferns of Japan. *Brit Fern Gaz* 10: 127–141
- STÄGER R (1908) Beitrag zur schweizerischen «Epiphytenflora». *Mitt Naturforsch Ges Bern*: 17–90
- STÄGER R (1912) Zur Ökologie der Gelegenheits-Epiphyten auf *Acer pseudoplatanus*. *Mitt Naturforsch Ges Bern*: 301–314
- TRINCHIERI G (1910) «Arboricole» di Sicilia. *Bull Orto Bot Regia Univ Napoli* 2: 261–282
- UGOLINI U (1905) Contributo alla florula arboricola della Lombardia e del Veneto. *Comm dell'Ateneo di Brescia*: 127–144
- UGOLINI U (1907) Secondo contributo alla florula arboricola della Lombardia e del Veneto. *Comm dell'Ateneo di Brescia*: 142–147
- VAN STEENIS CGGJ (1925) Over de phanerogamen en vaatkryptogamen voorkomende op knotwilgen in Nederland. *Nederlandse Kruidk Arch*: 360–406
- VAN STEENIS CGGJ (1928) Over de phanerogamen en vaatkryptogamen voorkomende op knotwilgen in Nederland. Tweeke stuk. *Nederlandse Kruidk Arch*: 52–58
- VARESCHI V (1936) Die Epiphytenvegetation von Zürich (Epiphytenstudien II.). *Ber Schweiz Bot Ges* 46: 445–488
- VERMA SC & KHULLAR SP (1980) Ferns of Nainital (Western Himalayas): an updated list. *Brit Fern Gaz* 12: 83–92
- WARD CM (1970) The pteridophytes of Flores (Acores): a survey with bibliography. *Brit Fern Gaz* 10: 119–126
- WILLIS JC & BURKILL IH (1893) Observations on the flora of the pol-
- lard willows near Cambridge. *Proc Cambridge Phil Soc* 8: 82–91
- WILMANNS O (1968) Die Farnpflanzen Zentraleuropas. Quelle & Meyer, Heidelberg. 295 pp
- WITTROCK VB (1894) Über die Höherekiphytische Vegetation in Schweden. *Acta Hort Bergiani* 2: 1–29
- ZOBEL M (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *TREE* 12: 266–269
- ZOTZ G (2002) Gefässsepiphyten in temperaten Wäldern. *Bauhinia* 16: 13–22