

Epiphytische Moosgemeinschaften tropischer Regenwälder

- Adaptionen und floristisch-historische Entwicklung

- Harald Kürschner, Berlin -

Abstract

The trunk-epiphytic bryophyte vegetation of tropical lowland and mountain rain forests (Central and South America, Africa, Southeast Asia) is seen under the focus of syntaxonomic, symphylogenetic, ecomorphological and life strategical aspects, which help to outline floristic-historical implications and distinct common adaptive trends and distributional patterns („functional types“). The coeno-classification based on vicarious, pseudovicarious and corresponding supraspecific taxa distinguishes only two major groups within a common *Coeno-Plagiochiletea* class - *Coeno-Ptychanthetalia* of the lowland and *Coeno-Bazzanio-Herbertetalia* of the montane belt - which resemble each other more pantropically than the lowland and montane bryophyte vegetation units within one continent. The *Coeno-Plagiochiletea* can be fully equated with the highest syntaxonomic unit, the *Lejeuneo flavae-Frullanea ericoidis* class group, which consist of geosynvicariants at class-, order- and alliance level with a joint evolution. These symphylogenetic relationships are strongly supported by ecomorphological and life strategical aspects, which are seen as co-evolved adaptive traits. The prevailing „passive“ and „vegetative“ life history strategies in taxa of the shady understory of primary rain forests may date back to before the south Atlantic had fully opened in mid-Cretaceous. Then, parallel evolution has taken place in the different parts of the tropical biome (continents), modifying the joint floristic stock in coevolutional processes under comparable ecological conditions.

1. Einleitung

Epiphytische Laub- und Lebermoose gehören zu den herausragenden Gestalttypen tropischer Bergregenwälder, die wesentlich zur Phytodiversität beitragen und durch ihre Massenfaltung das Vegetationsbild prägen. In dichten Decken, dicken Polstern und Filzen oder auffälligen, oft meterlangen Gehängen bedecken sie Stämme, Äste und Kronen der Bäume und verleihen dadurch v. a. der Nebelwaldstufe („mossy forests“) der Tropen ihren eigenen Charakter. Dieser überwältigende Reichtum an Epiphyten ist ein Hauptcharakteristikum der Regenwälder, der schon früh Botaniker und Tropenreisende faszinierte und seinen Ausdruck in überschwenglichen Beschreibungen [„Hier im Zentrum der Indo-Malaya ... entfaltet sich der ungeheure Reichtum der paläotropischen Moosflora zu seiner ganzen Pracht. Unübertroffen selbst von der gewaltigen Fülle Südamerikas, hat sie wohl die herrlichsten Schöpfungen der Mooswelt überhaupt hervorgebracht“ (HERZOG 1926, S. 348)] und Sammelaktivitäten fand (vgl. GIESENHAGEN 1910, HERZOG 1926, SPRUCE 1884-1885, 1886). Neben rein floristisch-taxonomischen Arbeiten und allgemeinen Beschreibungen (GIESENHAGEN 1910, OYE 1924, SEIFRIZ 1924) war RICHARDS (1954) der erste, den auch Moosgesellschaften, ihre Artenzusammensetzung und Ökologie näher interessierten. Mit seiner Arbeit und den stimulierenden Publikationen von TIXIER (1966, 1979) wurde ein neues Kapitel in der Tropenbryologie

aufgeschlagen, die sich von nun an verstärkt der Soziologie, Struktur, Diversität, Ökologie und Funktionalität epiphytischer Moose zuwandte.

In mehreren, von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) seit 1982 geförderten Projekten mit Schwerpunkt Südostasien (Malaysia/Borneo), Afrika (Kongo/Rwanda) und Südamerika (Peru) (BRYOTROP I, II-, III- und BRYOSTRAT-Projekt, vgl. FREY 1987, FREY et al. 1990, 1995; FREY & KÜRSCHNER 1991a; KÜRSCHNER 1990, 1995; KÜRSCHNER et al. 1999; KÜRSCHNER & PAROLLY 1998a-d, 1999; KÜRSCHNER & SEIFERT 1995) wurden dabei erste Ergebnisse zu den höhenabhängigen Lebensformen- und Lebensstrategiemustern tropischer Stammepiphyten, deren ökomorphologische Anpassungssyndrome und floristisch-historischen Beziehungen vorgelegt, die in eine zusammenfassende pantropische Synthese und ein pantropisches Bezugssystem mündeten (KÜRSCHNER et al. 1999, KÜRSCHNER & PAROLLY 1999).

2. Arbeitsgebiet und Arbeitstechnik

Um eine einheitliche und vergleichbare Ausgangsbasis für die Untersuchungen zur Diversität, Struktur, Artenzusammensetzung und Höhenstufung der Gesellschaften, den Lebensformen, Lebensstrategien und ökomorphologischen Adaptionen der die Gesellschaften aufbauenden Arten zu erhalten, wurden in allen drei großen Tropenregionen eigene Forschungen durchgeführt (Abb. 1), die einem ausgeprägten Höhenstufengradienten von der tropischen Tieflandstufe bis zur orealen Waldgrenze folgten. Dies geschah in Form von Transekten, wobei im Abstand von jeweils 200 Höhenmetern die Aufnahmen nach der pflanzensoziologischen Arbeitstechnik von BRAUN-BLANQUET in ausgewählten Aufnahmefflächen erfolgte [Bor-

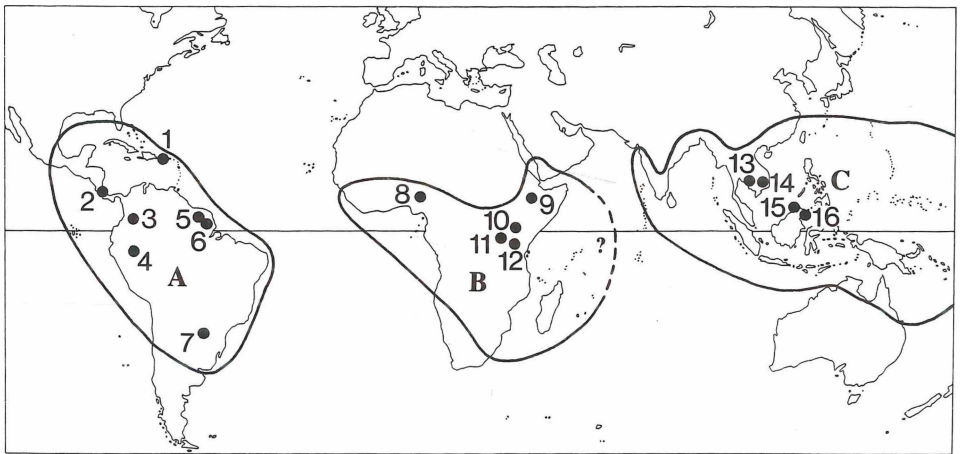


Abb. 1: Mutmaßliches Synareal der *Lejeuneo-Frullanea ericoidis* Klassengruppe und ihrer vikariierenden Klassen *Taxilejeuneo-Prionodontetea fusco-lutescentis* (A), *Frullanio depressae-Lejeuneetea flavae* (B) und *Thysanantho-Bazzanietea tridentis* (C). 1-16 Lage der zur Verfügung stehenden und ausgewerteten Literaturquellen [1 Puerto Rico (FULFORD et al. 1971); 2 Costa Rica (SILLET 1991, SILLET et al. 1995); 3 Kolumbien (WOLF 1993); 4 Peru (KÜRSCHNER & PAROLLY 1998a); 5 Französisch Guyana (MONTFORT & Ek 1990); 6 Guyana (CORNELISSEN & TER STEEGE 1989); 7 Argentinien (DREHWALD 1995); 8 Nigeria (AKANDE et al. 1982); 9 Äthiopien (MIEHE & MIEHE 1994); 10 Ruwenzori-Gebirge (HAUMAN 1942, HEDBERG 1964, KNAPP 1973); 11 Kongo/Rwanda (KÜRSCHNER 1995); 12 Kenya Pócs & Szabó 1993; 12 K 1993); 13 Kambodscha (TIXIER 1979), 14 Vietnam (TIXIER 1966); 15 Malaysia/Sabah (KÜRSCHNER 1990), 16 Malaysia/Sarawak (KÜRSCHNER 1990) (aus KÜRSCHNER et al. 1999)].

neo (KÜRSCHNER 1990), Afrika (KÜRSCHNER 1995), Südamerika (KÜRSCHNER & PAROLLY 1998a)].

Aus arbeitstechnischen Gründen konnten nur Stammepiphyten berücksichtigt werden, die die untere Stammregion [1-3 (-5) m Höhe] besiedeln und damit weitgehend der modifizierten Johansson-Zone II (JOHANNSON 1975) bzw. den „shade epiphyte synusiae“ sensu RICHARDS (1952) entsprechen.

Alles in allem umfasst das Material etwa 450 eigene pflanzensoziologische Aufnahmen, in denen etwa 500 Arten auftreten, deren ökomorphologische Anpassungen, Lebensformen und Lebensstrategien (inkl. Reproduktions- und Ausbreitungsbiologie) in Spektren zusammengefasst wurden, denen als quantitativer Wert die mittlere Gruppenmenge zugrundeliegt. (cf. FREY et al. 1990, 1995; FREY & KÜRSCHNER 1991a; KÜRSCHNER et al. 1999; KÜRSCHNER & PAROLLY 1998c, d; KÜRSCHNER & SEIFERT 1995).

Durch die Berücksichtigung weiterer, in der Literatur beschriebener Gesellschaften und rangloser Gesellschaften (vgl. Abb. 1), wobei nur die Arbeiten von DREHWALD (1995) und WOLF (1993) den Konventionen des BRAUN-BLANQUET Konzepts folgen, konnten 73 Gesellschaften erfasst werden, die sich in ein tropenweit anwendbares Klassifizierungsschema einordnen lassen (KÜRSCHNER & PAROLLY 1998b).

Die Syntaxonomie folgt KÜRSCHNER & PAROLLY (1998a; zur Synonymenklatur der im folgenden aufgeführten Syntaxa vgl. Abb. 3) und gründet auf dem gegenwärtigen „Code of Phytosociological Nomenclature“ (BARKMAN et al. 1986).

3. Syntaxonomie

Ein erstes, zusammenfassendes synhierarchisches Gliederungsschema der Stamm- und Kronenraumepiphyten der drei großen Regenwaldgebiete wurde von KÜRSCHNER & PAROLLY (1998a) vorgestellt. Dieses enthält alle bisher bekannten Gesellschaften und fasst sie in der *Lejeuneo flavae-Frullanea ericoidis* Klassengruppe zusammen, die der holarktisch verbreiteten Klassengruppe *Frullanio dilatatae-Leucodontea sciurooidis* gegenübersteht. Jeder Kontinent wird dabei durch eine eigene, unabhängig entstandene, vikariierende Klasse gekennzeichnet (Abb. 2). Innerhalb dieser Klassen ergibt sich höhenzonal ein weiteres identisches Anordnungsprinzip von drei aufeinanderfolgenden Verbänden, deren Abfolge streng an Isothermen-Intervalle und die damit verbundenen, sich änderenden ökologischen Faktoren sowie strukturelle Parameter der Waldvegetation geknüpft ist. Auffallende Grenzen stellen dabei die 20° C-, die 12° C- und die 8 ° C-Isotherme dar, die in etwa mit 1300 m, 2500 m und 3200 m korreliert sind. Sowohl für die Gesellschaften, als auch die Artendiversität sind diese Isothermengrenzen von herausragender Bedeutung und damit entscheidend verantwortlich für strukturelle und adaptive Änderungen. In Afrika ergibt sich ein vierter Verband, das *Syntrichion cavallii*, der die Gesellschaften der subalpinen Heidekrautwälder und des *Dendrosenecio-Subpáramos* zusammenfaßt (Abb. 2).

Die erste signifikante Grenze liegt bei etwa 20° C mittlere Jahrestemperatur. Hier erreichen die Gesellschaften des tropischen Tieflandes und der submontanen Stufe ihre obere Grenze. *Lepidolejeunion bidentulae* (Südost-Asien), *Lejeuneo flavae-Plagiochilion salvadoricae* (Afrika) und *Symbiezidio transversalis-Ceratolejeunion cubensis* (Mittel- und Südamerika) sind die kennzeichnenden Verbände, die die Gesellschaften zwischen 0-1300 m Höhe umfassen. Diese besiedeln die bis 40 m aufragenden, mehrschichtigen Tieflandwälder, die durch Isothermie und eine hohe, ausgeglichene Luftfeuchtigkeit gekennzeichnet sind.

Die zweite, markante Verbreitungsgrenze liegt bei etwa 12° C. *Bazzanion uncigeriae*, *Plagiochilion divergentis* und *Omphalantho filiformis-Plagiochilion apicedentis* sind die kenn-

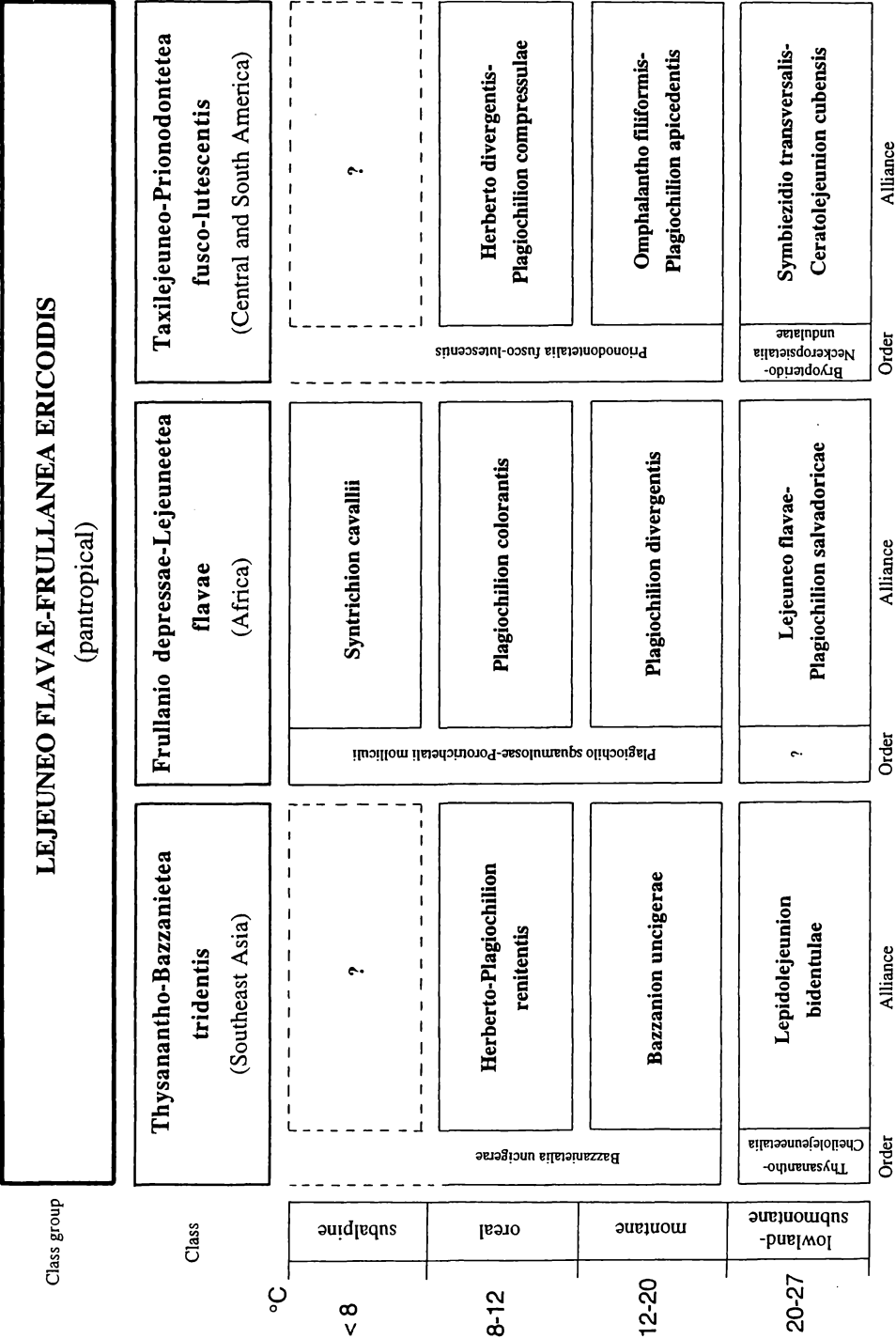


Abb. 2: Gliederung der pantropischen Klassengruppe *Lejeuneo flavae-Frullanea ericoidis* in Abhängigkeit von Temperatur (Isothermenintervalle, mittlere Jahrestemperatur) und Höhenstufen (aus KÜRSCHNER & PAROLLY 1998b).

zeichnenden Verbände dieser Höhenstufe (1300-2500 m) Südost-Asiens, Afrikas und Mittel- und Südamerikas. Ihre Gesellschaften besiedeln die meist zweischichtigen, perhumiden Bergregen- und Nebelwälder, in denen ein permanenter Wolkenstau und hohe Niederschläge zu Massententfaltung und Artenreichtum führen.

Der dritte Höhenstufenkomplex umfasst das 12°-8° C-Isothermenintervall. Gesellschaften dieser klimaökologischen Stufe besiedeln meist einschichtige, niedere und offenere, lichtdurchflutete Waldformationen zwischen 2500 m und der Waldgrenze („elfin forests“). Sie lassen sich in Südostasien im *Herberto-Plagiochilion renitentis*, in Afrika im *Plagiochilion colorantis* und in Mittel- und Südamerika im *Herberto divergentis-Plagiochilion compressulae* zusammenfassen. Gesellschaften und Arten dieser Verbände sind bereits starken täglichen Temperatur- (Frostwechselklima) und Luftfeuchtigkeitsschwankungen, Nachtfrösten, hoher Einstrahlung und austrocknenden, heftigen Winden ausgesetzt.

Für zwei Kontinente konnten Tieflandsordnungen beschrieben werden (Abb. 2): *Thysanantho-Cheilolejeuneetalia* (Südostasien) und *Bryopterido-Neckeropsietalia undulatae* (Mittel- und Südamerika). Ein solches Tieflandsyntaxon kann auch für Afrika erwartet, aufgrund des gegenwärtigen Kenntnisstandes aber noch nicht beschrieben werden. Die montanen und orealen Verbände eines jeden Kontinents können wiederum in der *Bazzanietalia uncigeriae* (Südostasien), *Plagiochilo squamulosae-Porotrichetalia molliculi* (Afrika) und *Priodontetalia fusco-lutescentis* zusammengefaßt werden (Abb. 2, 3).

4. Coeno-Syntaxonomie

Schon während der floristisch-taxonomischen Arbeiten fiel auf, daß es sehr viele Beispiele korrespondierender, pseudovikariierender und vikariierender Taxa gab, die eine Betrachtung i. S. des Deilschen Coeno-Syntaxonomie-Konzeptes (DEIL 1989, 1994) nahelegte. Ziel dabei ist, unter Verwendung supraspezifischer Taxa, Zusammenhänge zwischen der zönologischen Bindung von Formenkreisen an bestimmte Vegetationseinheiten und deren Evolutionsgeschichte zu „entdecken“. Die durchgeführte Analyse der Gesellschaften auf der Basis solcher supraspezifischer Taxa (v. a. Gattungen, Sektionen, Triben) ermöglichte eine historisch-evolutive Gliederung (KÜRSCHNER & PAROLLY 1999), die wiederum deutlich eine Höhenzoonalität, diesmal aber kontinentübergreifend, zum Ausdruck bringt (Abb. 3).

Kennzeichnend für die planar-submontane Stufe aller Tropenregionen ist dabei die Ordnung *Coeno-Ptychanthetalia*, die in der montan-orealen Stufe von der Ordnung *Coeno-Bazzanio-Herbertetalia* abgelöst wird.

Die Gesellschaften der *Coeno-Ptychanthetalia* kennzeichnen weltweit schattige, mehrschichtige, isotherme Primärwälder des Tieflandes und der prä- und submontanen Stufe, die v. a. durch dichte Decken und Wedel von Lejeuneaceae, Frullaniaceae, und Radulaceae sowie Arten der Gattungen *Plagiochila* und *Neckeropsis* gebildet werden. Auf Artniveau kennzeichnen eine Reihe transkontinentaler oder bikontinentaler Arten wie *Cheilolejeunea trifaria*, *Lopholejeunea nigricans*, *L. subfusca* oder *Neckeropsis disticha* (Tab. 1) diese Coeno-Ordnung. Sie sind zugleich Kennarten der *Lejeuneo-Frullanea* Klassengruppe. Supraspezifische Kenn taxa sind *Ptychanthus*-ähnliche Lebermoose mit den Gattungen *Ptychanthus* in der Paläotropis, dem pantropischen *Thysananthus* und der südostasiatischen Gattung *Dendrolejeunea* (Abb. 4, 5). Diese Sippen sind morphologisch und ökologisch den Arten der Gattung *Bryopteris* und *Fulfordianthus* (*Bryopteris*-Komplex, Tab., 1) vergleichbar, die stellenäquivalent auf die Neotropis beschränkt sind (Abb. 4, 5). Alle werden in der Unterfamilie Ptychanthoideae der Lejeuneaceae zusammengefaßt (GRADSTEIN 1985), deren kladistische Analyse der morphologischen Merkmale eine monophyletische Gruppe ergeben (GRADSTEIN 1992). Wir haben hier also eine Gruppe vikariierender Gattungen und Arten vorliegen,

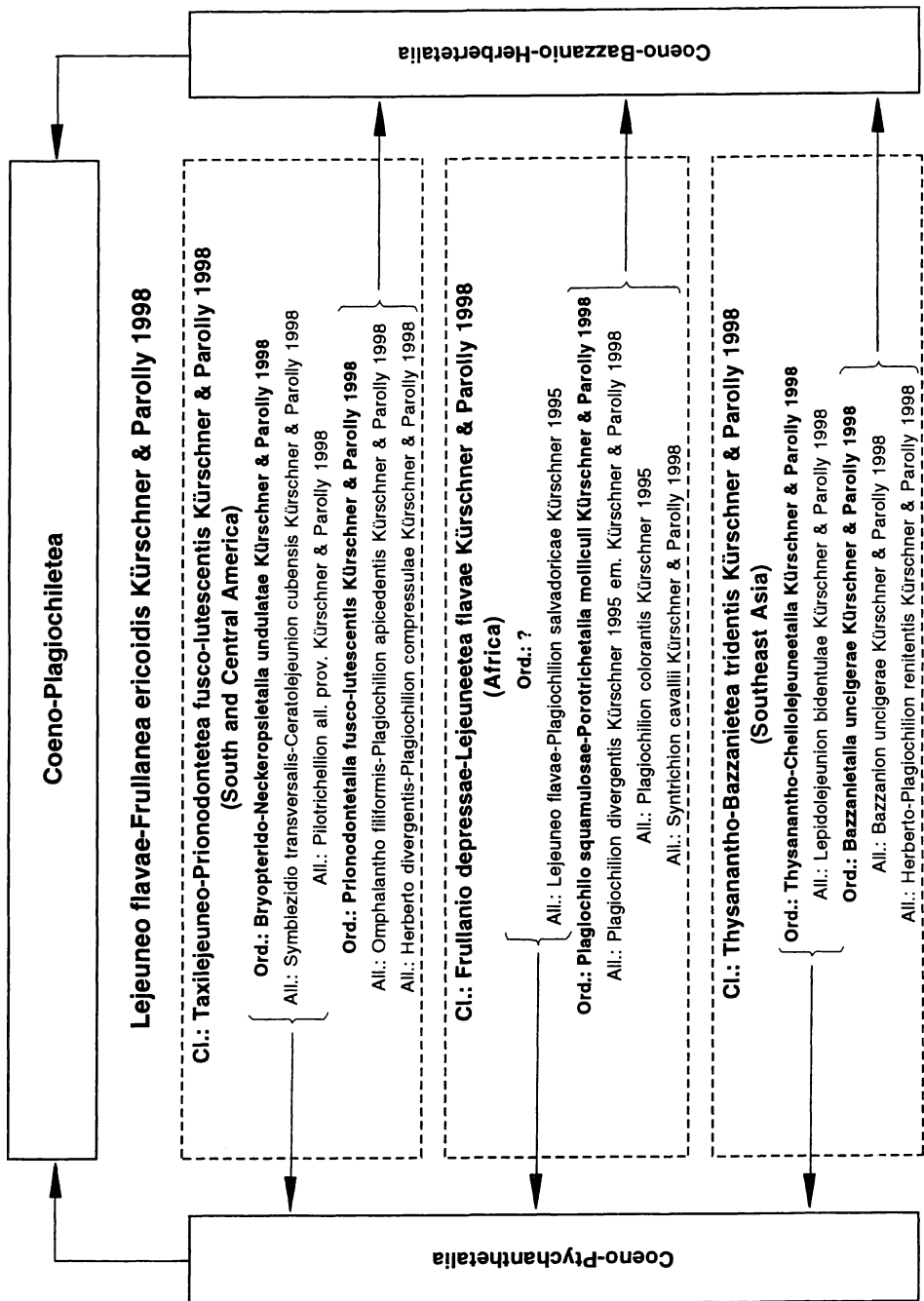


Abb. 3: Pflanzensoziologische und coeno-syntaxonomische Gliederung der tropischen Stammepiphytengesellschaften - Vergleich der übergeordneten Syntaxa (für Unterverbände, Assoziationen und Subassoziationen vgl. KÜRSCHNER 1990, 1995, KÜRSCHNER & PAROLLY 1998a, b) (aus KÜRSCHNER & PAROLLY 1999).

Tab. 1: Ausgewählte vikariierende, pseudovikariierende und korrespondierende Taxa der Coeno-Ptychanthetalia (aus KÜRSCHNER & PAROLLY 1999).

	Süd- und Mittelamerika	Afrika	Südostasien
COENO-PTYCHANTHETALIA			
<i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw. et al.) Mizutani			
<i>Lopholejeunea nigricans</i> (Lindenb.) Schiffn.			
<i>Lopholejeunea subfusca</i> (Nees) Schiffn.			
Ljeuneaceae subf. Ptychanthoideae			
<i>Ptychanthus</i> Nees complex	-		
<i>Bryopteris</i> (Nees) Lindenb. complex		-	-
<i>Pycnolejeunea</i> (Spruce) Schiffn.		-	
<i>P. bancana</i> Steph.	-	-	
<i>P. cavistipula</i> (Steph.) Mizutani	-	-	
<i>P. grandiocellata</i> Steph.	-	-	
<i>P. macroloba</i> (Rank) Steph.		-	-
<i>P. schwaneckeii</i> Steph.		-	-
<i>Radula</i> Dum. em. Nees			
§ <i>Caducae</i> Schuster ex Yamada & Piippo			
<i>R. amazonica</i> Spruce		-	-
<i>R. caldana</i> Angstr.		-	-
<i>R. falcifolia</i> Steph.		-	-
<i>R. surinamensis</i> Steph.		-	-
<i>R. appressa</i> Mitt.	-		-
<i>R. javanica</i> Gott.	-	-	
<i>Neckeropsis</i> Reichardt			
§ <i>Paraphysanthus</i> (Spruce) Fleisch.			
<i>N. undulata</i> (Hedw.) Reich.		-	-
<i>N. ville-ricae</i> Besch.		-	-
<i>N. disticha</i> (Hedw.) Kindb.			-
<i>N. lepineana</i> (Mont.) Fleisch.	-		
<i>N. crinita</i> Griff.	-	-	
<i>N. gracilentata</i> (Bosch & Sande Lac.) Fleisch.	-	-	

die sich in der jeweiligen Tropenregion ersetzen und unter ähnlichen ökologischen Bedingungen eine jeweils regionale Ausbildung der *Coeno-Ptychanthetalia* kennzeichnen.

Weitere supraspezifische Taxa mit diesem Muster (Tab. 1) umfassen z. B. vikariierende und pseudovikariierende *Pycnolejeunea*-Arten, v. a. der Sekt. *Macrolobae*, die Gattung *Radula* Sekt. *Caduciae* mit den taxonomisch problematischen *R. amazonica*, *R. caldana*, *R. falci-
folia*, und *R. surinamensis* in Mittel- und Südamerika (YAMADA 1988), *R. appressa* in Afrika und das paläotropische *R. javanica* oder die Gattung *Neckeropsis* Sekt. *Paraphysanthus* (Tab. 1), mit *N. ville-ricae* und *N. undulata* in der Neotropis, *N. disticha* in Südamerika und Afrika, *N. lepineana* in der Paläotropis und *N. crinita* und *N. gracilentia* in Südost-Asien.

Demgegenüber kann man die Gesellschaften der *Coeno-Bazzanio-Herbertetalia* (Abb. 3) stellen, die die pantropische Epiphytenvegetation der montan-orealen Stufe umfassen. Mit zunehmender Höhe werden diese Waldgesellschaften zwei- oder einschichtig, wobei an der Waldgrenze lichtdurchflutete „elfin forests“ dominieren. Unter den perhumiden Bedingungen bilden viele Lebermoose dichte Überzüge, an denen v. a. Vertreter aus den Familien Bazzaniaceae, Geocalyceaceae (Leptoscyphoideae), Herbertaceae, Lepicoleaceae, Lepidoziaceae, Plagiochilaceae und Trichocoleaceae beteiligt sind.

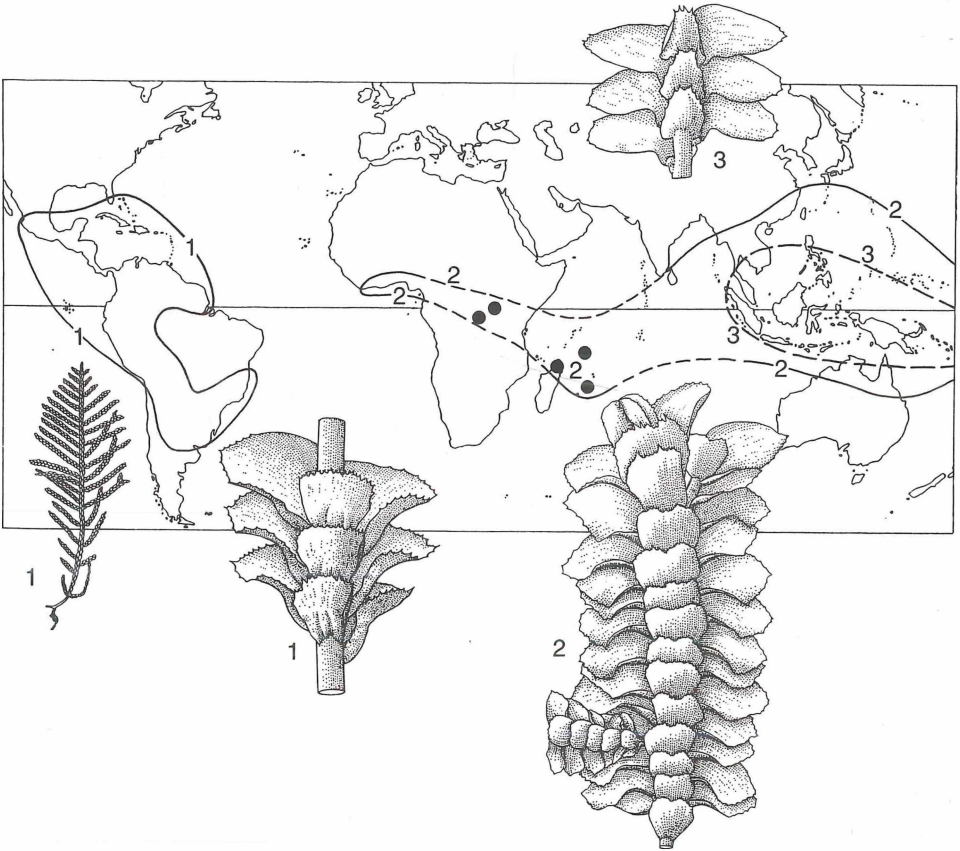


Abb. 4: Verbreitung und Habitus vikariierender und korrespondierender ptychanthoider Lejeuneaceae des tropischen Tieflandes [1 *Bryopteris filicina* s. l., *B. diffusa* (Verbreitung), *B. filicina* (Habitus); 2 *Thysananthus spathulistipus*; 3 *Dendrolejeunea fruticosa*] (aus KÜRSCHNER & PAROLLY 1999).

Pantropische Kenntaxa der *Coeno-Bazzanio-Herbertetalia* umfassen v. a. die *Herbertus* Arten der Sektion *Herbertus* (Tab. 2), die in allen Gesellschaften dieser Höhenstufe vorkommen. Neben rein südamerikanischen Vertretern (*H. acanthelium*, *H. colombianus*, *H. divergens*, *H. juniperoides*, *H. pensilis* oder *H. serratus*) zeigt *H. subdentatus* eine Afro-Amerikanische Disjunktion, *H. doggeltianus*, *H. lobatus* sind auf Afrika beschränkt, und *H. dicranus* ist paläotropisch. Demgegenüber besetzen Vertreter der Sektion *Piloherbertus*, wie *H. armitanus*, *H. pilifer*, oder der Sektion *Cirriherbertus* (*H. circinnatus*) die gleiche ökologische Nische in Südostasien.

Bemerkenswerte Beispiele korrespondierender und vikariierender Sippen beinhaltet auch der *Leptoscyphus/Heteroscyphus*-Komplex (Geocalycaceae, Leptoscyphoideae). Arten dieser Gattungen sind ganz typisch für Bergwälder, auffallend gelb oder braunrot gefärbt, mit einer ausgesprochenen Tendenz zur „Rinnenbildung“ (ein adaptives Merkmal zur schnellen Wasserleitung). In Südamerika und Afrika sind es v. a. *Leptoscyphus*-Arten der Untergattung *Lep-
toscyphus* (*L. gibbosus*, *L. hexagonus*, *L. jackii*, *L. porphyrius*) und der Untergattung *Phy-
soscyphus* (*L. infuscatus*, Tab. 2), die in der Indo-Malaya durch die korrespondierende Gat-
tung *Heteroscyphus* (*H. aselliformis*, *H. splendens*) abgelöst werden (GROLLE 1963).

Spektakulär sind auch die korrespondierenden Gattungen *Prionodon* (Prionodontaceae) und *Spiridens* (Spiridentaceae, Abb. 6). Mit ihren langen Schweifen gehören sie zu den physiognomisch herausragenden Gestalttypen der Bergregenwälder. Soziologisch bedeutende Arten, die sowohl als Stamm- und Kronenraumepiphyten auftreten, sind hier *Prionodon den-
sus*, *P. fusco-lutescens*, *P. luteo-virens* und *P. lycopodioides*, alles Kennarten der diversen Gesellschaften in Mittel- und Südamerika (KÜRSCHNER & PAROLLY 1998a, WOLF 1993). Nach

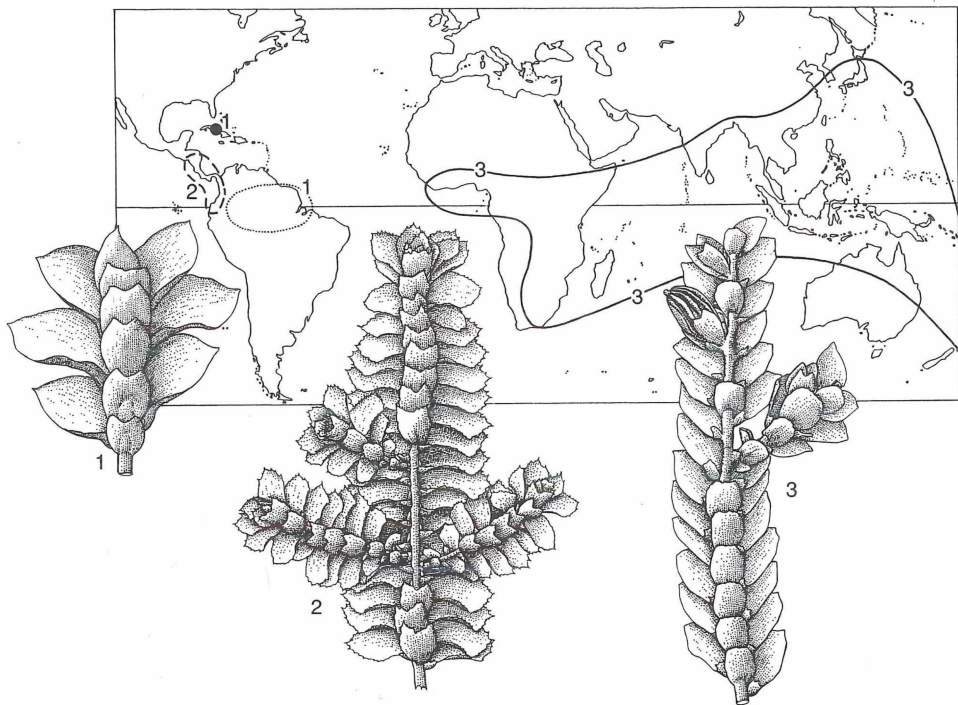


Abb. 5: Verbreitung und Habitus vikariierender und korrespondierender ptychanthoider Lejeuneaceae des tropischen Tieflandes [1 *Thysananthus amazonicus*, 2 *Fulfordianthus* (Verbreitung), *F. pterobryoides* (Habitus), 3 *Ptychanthus striatus*] (aus KÜRSCHNER & PAROLLY 1999).

Tab. 2: Ausgewählte vikariierende, pseudovikariierende und korrespondierende Taxa der Coeno-Bazzanio-Herbertetalia (aus KÜRSCHNER & PAROLLY 1999).

	Süd- und Mittelamerika	Afrika	Südostasien
COENO-BAZZANIO-HERBERTETALIA			
Herbertus S. F. Gray			
§ Herbertus			
<i>H. acanthelius</i> Spruce		-	-
<i>H. colombianus</i> van Reenen		-	-
<i>H. divergens</i> (Steph.) Herzog		-	-
<i>H. juniperoides</i> (Sw.) Grolle		-	-
<i>H. pensilis</i> (Tayl.) Spruce		-	-
<i>H. serratus</i> Spruce		-	-
<i>H. subdentatus</i> (Steph.) Fulford			-
<i>H. doggeltianus</i> (Steph.) Demaret	-		-
<i>H. lobatus</i> (Steph.) Demaret	-		-
<i>H. dicranus</i> (Tayl.) Trev.	-		
§ Piloherbertus H. A. Miller	-	-	
<i>H. armitanus</i> (Steph.) H. A. Miller	-	-	
<i>H. pilifer</i> Schiffn.	-	-	
§ Cirriherbertus H. A. Miller			
<i>H. circinnatus</i> H. A. Miller	-	-	
Leptoscyphus Mitt.			
Subg. Leptoscyphus			-
<i>L. gibbosus</i> (Tayl.) Mitt.		-	-
<i>L. hexagonus</i> (Nees) Grolle		-	-
<i>L. jackii</i> (Steph.) Grolle		-	-
<i>L. porphyrius</i> (Nees) Grolle		-	-
Subg. Physoscyphus Grolle			
<i>L. infuscatus</i> (Mitt.) Jones	-		-
Heteroscyphus Schiffn.	-	-	
<i>H. aselliformis</i> (Reinw. et al.) Nees in Gott. et al.	-	-	
<i>H. splendens</i> (Lehm. & Lindenb.) Grolle	-	-	
Radula Dum. em. Nees			
§§ Volutae Schuster			-
<i>R. comorensis</i> Steph.	-		-
<i>R. holstiana</i> Steph.	-		-
<i>R. voluta</i> Tayl.		-	-
Frullania Dum.			
Subg. Meteoriopsis Spruce			
<i>F. peruviana</i> Gott.		-	-
<i>F. angulata</i> Mitt.	-		-
<i>F. orientalis</i> Sande Lac.	-	-	

HERZOG (1926, S. 142) kann man *Prionodon* als „... Charaktergattung für die subandinen Waldgebiete ...“ in Anspruch nehmen. Als einziger Vertreter erreicht *P. densus* die Bergwälder Afrikas, wohingegen diese Gattung morphologisch und ökologisch in der Indo-Malaya durch *Spiridens*-Arten ersetzt wird. Unter ihnen kommt v. a. *Spiridens reinwardtii* eine hohe Bedeutung zu, das die Bergwaldgesellschaften auf Borneo prägt (KÜRSCHNER 1990). Beide Gattungen sind beeindruckende Beispiele einer korrespondierend-evolutiven Konvergenz zwischen nicht näher verwandten Laubmoosen.

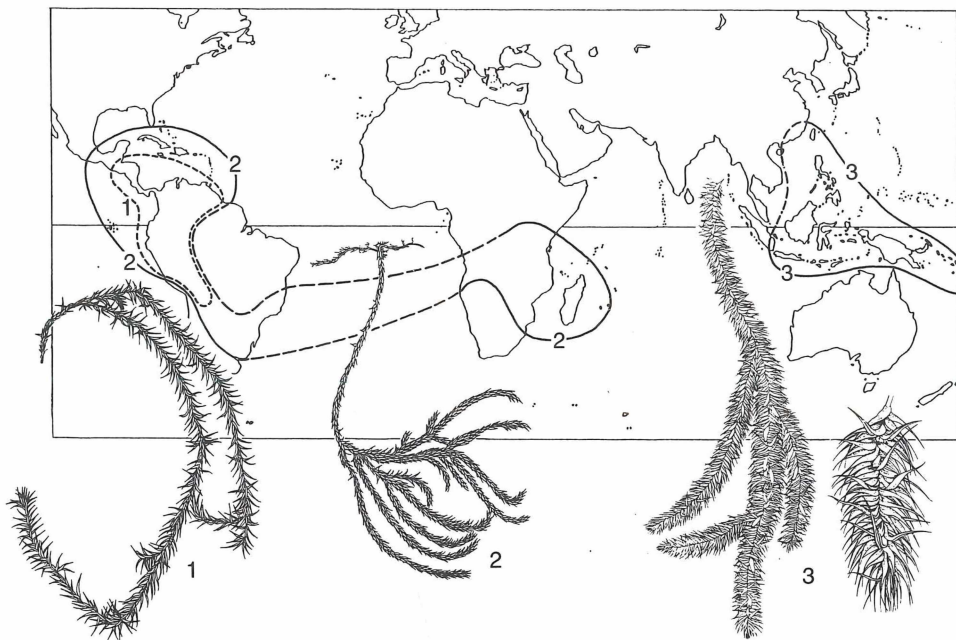


Abb. 6: Verbreitung und Habitus korrespondierender Bergregenwaldmoose : *Prionodon* und *Spiridens* (1 *Prionodon fusco-lutescens*, 2 *P. densus*, 3 *Spiridens reinwardtii*) (aus KÜRSCHNER & PAROLLY 1999).

Gute Kenntaxa der Bergwälder sind auch die tropischen Arten der Gattung *Radula* Subsekt. *Volutae*. In Afrika sind dies v. a. *R. comorensis* und *R. holstiana* (Tab. 2), die in Mittel- und Südamerika durch *R. voluta* ersetzt werden. Weitere Beispiele betreffen *Frullania* Subgenus *Meteoriopsis* mit *F. peruviana* in Südamerika, *F. angulata* in Afrika und *F. orientalis* in Südost-Asien (Tab. 2), *Bazzania* Sekt. *Bidentatae*, *Metzgeria* Sekt. *Biformibiseria*, *Neckera* Sekt. *Cryptopodia*, *Porothamnium* Sekt. *Thamniadelphus* oder *Plagiochila* Sekt. *Bidentes* (cf. KÜRSCHNER & PAROLLY 1999). Mit *Lepicolea pruinosa* (Südamerika) und *L. rara* (Südost-Asien) enthalten die *Coeno-Bazzanio-Herbertetalia* auch einige alte, pseudovikariierende Taxa, deren Ursprung auf dem ehemaligen Gondwanakontinent zu suchen ist (GRADSTEIN & PÓCS 1989).

Nach dem gleichen Gliederungsprinzip können beide Coeno-Ordnungen (*Coeno-Ptychanthetalia* und *Coeno-Bazzanio-Herbertetalia*) aufgrund weiterer pantropisch und bikontinental verbreiteter Taxa zu einer Klasse *Coeno-Plagiochiletea* zusammengefasst werden (Abb. 3, Tab. 3). Hier bilden v. a. infragenerische Artengruppen der Gattungen *Bazzania*, *Cheilolejeunea*, *Drepanolejeuna*, *Prionolejeunea*, *Metzgeria*, *Plagiochila* oder *Porotrichum* den floristischen Grundstock, der eine Zusammenfassung zu einer Coeno-Klasse rechtfertigt.

Tab. 3: Ausgewählte vikariierende, pseudovikariierende und korrespondierende Taxa der Coeno-Plagiochiletea (aus KÜRSCHNER & PAROLLY 1999).

	Süd- und Mittelamerika	Afrika	Südostasien
COENO-PLAGIOCHILETEA			
<i>Cheilolejeunea</i> (Spruce) Schiffn.			
Subg. <i>Euosmolejeunea</i> (Spruce) Schuster			
Subg. <i>Strepsilejeunea</i> (Spruce) Schuster			-
Subg. <i>Xenolejeunea</i> Kachroo & Schuster	-	-	
<i>Drepanolejeunea</i> (Spruce) Schiffn.			
§ <i>Anoplanthae</i> Schuster		-	
<i>Microlejeunea</i> Steph.			-
<i>M. africana</i> Steph.	-		-
<i>M. kamerunensis</i> Steph.	-		-
<i>M. subulistipa</i> Steph.		-	-
<i>Prionolejeunea</i> (Spruce) Schiffn.			-
<i>P. cuneiflora</i> (Spruce) Steph.		-	-
<i>P. serrula</i> (Mitt.) Steph.	-		-
<i>Metzgeria</i> Raddi			
§ <i>Metzgeria</i>		-	
<i>M. mexicana</i> Steph.		-	-
<i>M. myriopoda</i> Lindb.		-	-
<i>M. sandei</i> Schiffn.		-	
<i>Bazzania</i> S. F. Gray			
§ <i>Grandistipulae</i> Steph. em. Fulf.			
<i>B. densa</i> (Sande Lac.) Schiffn.	-	-	
<i>B. tridens</i> (Reinw. et al.) Trev.	-	-	
<i>B. decrescens</i> (Lehm. & Lindenb.) Trev.	-		-
<i>B. breuteliana</i> (Lindenb. & Gott.) Trev.		-	-
<i>B. chilensis</i> (Steph.) Fulf.		-	-
<i>Plagiochila</i> (Dum.) Dum			
Subg. <i>Plagiochila</i>			
§ <i>Choachinae</i> Carl			-
§ <i>Hypnoides</i> Carl em. Schuster		-	-
§ <i>Crispatae</i> Carl em. Schuster			-
§ <i>Hylaeoetis</i> Carl			-
Subg. <i>Chiastocaulon</i> (Carl) Inoue	-	-	
<i>Porotrichum</i> (Brid.) Hampe			-
<i>P. elongatum</i> (Welw. & Duby) Gepp	-		-
<i>P. molliculum</i> Broth.	-		-
<i>P. expansum</i> (Tayl.) Mitt.		-	-
<i>P. lancifrons</i> (Tayl.) Mitt.		-	-
<i>P. longirostre</i> (Hook.) Mitt.		-	-

Zusätzlich beinhaltet dieses Coeno-Syntaxon eine Reihe euryöker, xerotoleranter, pantropischer Arten (e. g., *Lejeunea flava* agg., *Cheilolejeunea trifaria*). Nach SCHUSTER (1983) gehört die Mehrzahl dieser monözischen, häufig Sporogone bildenden Arten zu sogenannten „weedy species“, die ihr heutiges Verbreitungsgebiet durch Fernausbreitung erreicht haben. Die Lebensstrategienanalysen (vgl. FREY et al. 1995, FREY & KÜRSCHNER 1991a, KÜRSCHNER & PAROLLY 1998c) sowie die phytosoziologische Bindung dieser Arten bestätigen diese Ansicht aber nur zum Teil. Oftmals handelt es sich um abgeleitete Sippen mit einer weiten ökologischen Amplitude bezüglich des Lichtanspruches, die heute den Kronenraum oder als Stammepiphyten Phorophyten auf Lichtungen und gestörten, offeneren Standorten besiedeln (KÜRSCHNER & PAROLLY 1999).

Als Ergebnis kann somit einer rezent-ökologisch-vegetationskundlichen Gliederung eine eher historisch-ökologisch-evolutive gegenübergestellt werden, die den gleichen Inhalt wie die Klassengruppe *Lejeuneo flavae-Frullanea ericoidis* hat - jedoch völlig anders ermittelt wurde. Sie verdeutlicht die grundsätzlich unterschiedlichen Bedingungen in den Höhenstufen und skizziert den gemeinsamen floristischen Grundstock und symphylogenetische Aspekte. Durch die Betrachtung der Gesellschaften auf der Basis supraspezifischer Taxa kann zusätzlich gezeigt werden, dass die floristischen und symmorphologischen Ähnlichkeiten innerhalb der Höhenstufen der verschiedenen Kontinente viel stärker sind als zwischen den Höhenstufen eines Kontinents. Dabei fällt auf, daß innerhalb der stammepiphytischen Moose mehr Afro-Amerikanische Verwandtschaftsbeziehungen als Afro-Indo-Malayische zu beobachten sind, die - zumindest für stammepiphytische Moose - das Konzept einer einheitlichen paläotropischen Florenregion in Frage stellen.

5. Lebensstrategien, Lebenformen und ausgewählte ökomorphologische Strukturen

Unterstützt werden diese symphylogenetischen Betrachtungen durch konvergent entstandene morphologisch-anatomische Differenzierungsmuster, die auftretenden Lebensformen und die Lebensstrategien der Arten, deren gemeinsame adaptive Trends deutliche „Funktionstypen“ erkennen lassen (vgl. die zusammenfassende Darstellung in KÜRSCHNER et al. 1999).

Am Beispiel vegetative versus generative Reproduktion der Sippen, einem zentralen Aspekt im Lebensstrategiensystem sensu DURING (1979) und FREY & KÜRSCHNER (1991b) wird dies deutlich zum Ausdruck gebracht.

Unter einer Lebensstrategie verstehen wir einen Merkmalskomplex gemeinsam erworbener Präadaptationen, der unter gleichen selektiven Umweltbedingungen im Laufe der Stammesgeschichte nahezu identische Funktionstypen, „Prädispositionen“ für heutige Verhältnisse, hervorgebracht hat. Dieses System umfaßt gegenwärtig sieben Haupttypen, Einjährige Pendler, Kurzlebige, Besiedler, Kurzlebige Pendler, Ausdauernde Pendler, Ausdauernde und Geophyten (FREY & KÜRSCHNER 1991b), die entsprechend dem vorherrschenden Reproduktionsmechanismus - generative versus vegetative Reproduktion - weiter unterteilt werden. Klassifizierungskriterien sind dabei die Lebensform, der Lebenszyklus, das Reproduktionsverhalten, die Geschlechtsverhältnisse und die Sporengröße, die ein wichtiges Indiz für das Ausbreitungspotential (Fern- versus Nahausbreitung und Achorie) der Sippen darstellt (VAN ZANTEN 1978, 1983).

Analysiert man auf der Grundlage dieser Kriterien die etwa 500 in den Gesellschaften auftretenden Arten, ergibt sich, dass innerhalb tropischer Stammepiphyten nur drei dieser sieben Haupttypen auftreten: Besiedler, Ausdauernde Pendler und Ausdauernde (FREY et al. 1995, FREY & KÜRSCHNER 1991a, KÜRSCHNER et al. 1999, KÜRSCHNER & PAROLLY 1998c).

Kennzeichnend für Besiedler ist ein kurzer Lebenszyklus, ein hoher generativer und/oder vegetativer Reproduktionsaufwand, ausgedrückt in einer reichlichen Diasporenbildung sowie kleine Diasporen, durch die Fernausbreitung möglich ist. Sie treten unter den Stammepiphyten aller drei Tropenregionen nur sporadisch auf, vorwiegend in Gesellschaften von Lichtungen, und sind nach unserem gegenwärtigen Kenntnisstand Indikatoren für gestörte Gesellschaften sekundärer Standorte.

Typisch für die tropischen Gesellschaften der Primärwälder sind dagegen Ausdauernde Pendler und Ausdauernde, die sich v. a. in ihrer Sporengröße und damit dem potentiellen Ausbreitungsvermögen unterscheiden. Während Ausdauernde durch kleine Sporen ($< 25 \mu\text{m}$; cf. DURING 1979) zur Fernausbreitung befähigt sind, sind Pendler durch sehr große Sporen gekennzeichnet, deren Ausbreitungspotential überwiegend im Nahbereich (Engy-, Achorie) liegt. Dadurch wird das Etablierungsrisiko durch Fernausbreitung gemindert und die Sporen in der Nähe der Mutterpflanze zur Standortsicherung deponiert. Berücksichtigt man des weiteren die vorherrschende Reproduktionsstrategie innerhalb der Arten - sexuell, d. h. regelmäßige Sporogon- und Sporenbildung versus asexuell, d. h. Bildung vegetativer Propageln wie Brutkörper, Brut- und Bruchblätter, Bruchstämmchen, Fragmentation, Stolonen- oder Flagellenbildung - so ergibt sich ein pantropisch einheitlicher Trend, der in Abb. 7 zusammengefaßt dargestellt ist.

In den $\pm$ ungestörten, isothermen Tieflandwäldern dominieren „passive“ Ausdauernde Pendler und „passive“ Ausdauernde (p), bei denen die generative und vegetative Reproduktion durch Diasporen stark eingeschränkt ist. Das dominante Auftreten dieser Arten in den Gesellschaften ist vielfach das Resultat eines ausgeprägten Wachstums der meist diözischen und unisexuellen Populationen, das zur effektiven Ausbreitung dieser konkurrenzstarken Arten und zur Standortsicherung beiträgt. Generative Reproduktion findet vielfach erst nach mehreren Jahren der Etablierung auf dem Phorophyt statt.

Innerhalb der regenreichen Berg- und Nebelwälder der montanen Stufe erreichen dagegen die „vegetativen“ Ausdauernden Pendler und „vegetativen“ Ausdauernden (v) hohe Anteile, während der Anteil „passiver“ Sippen kontinuierlich zurückgeht. Sie sichern und besetzen ihre Standorte durch häufige Bildung asexueller Diasporen wie Brutkörper, Brut- und Bruchblätter oder durch eine auffallende Stolonen- und Flagellenbildung. Sporogonbildung ist auch hier äußerst selten und erst nach Jahren ausgeprägten Wachstums zu beobachten.

Diese „vegetative“ Reproduktionsstrategie kennzeichnet auch die bereits offeneren, oft einschichtigen Bergwälder der obersten Stufe, in denen aber nun zunehmend „generative“ Sippen (g) hohe Anteile im Spektrum erreichen [der hohe Anteil „generativer“ in der Neotropis (vgl. Abb. 7) ist auf das dominante Auftreten nur einer Art, *Lopholejeunea subfusca*, in den Tieflandgesellschaften zurückzuführen]. Zur endgültigen Dominanz gelangen diese „generativen“, die eine regelmäßige und häufige Sporogonbildung aufweisen, im *Syntrichion* Afrikas, dem kennzeichnenden Verband der Heidekrautwälder und Subpáramo-Bestände. Unter den in dieser Stufe herrschenden xerischen, einstrahlungsintensiven Bedingungen liegt auch der Verbreitungsschwerpunkt der Laubmoose, die regelmäßig Sporogone bilden und so potentielle Absterberaten kompensieren können. Mit Hilfe ihrer kleinen Sporen können sie auch entferntere Standorte, Waldinseln und isolierte Phorophyten erreichen und nach erfolgreicher Etablierung neue Gesellschaften aufbauen. Diese „generative“ Strategie mit Fernausbreitung kennzeichnet auch überwiegend holoarktische Epiphytengesellschaften (FREY & KÜRSCHNER 1995, KÜRSCHNER 1999).

Häufiger ist aber auch in diesen, am höchsten aufsteigenden Epiphytengesellschaften, wie in den Tiefland- und Bergwäldern, eine Pendelstrategie zu beobachten, bei der die großen Sporen als Diasporenbanken am Standort verbleiben. Interessanterweise sind viele der hierher gehörenden Sippen durch chlorophyllreiche, „grüne“ Sporen gekennzeichnet, bei denen

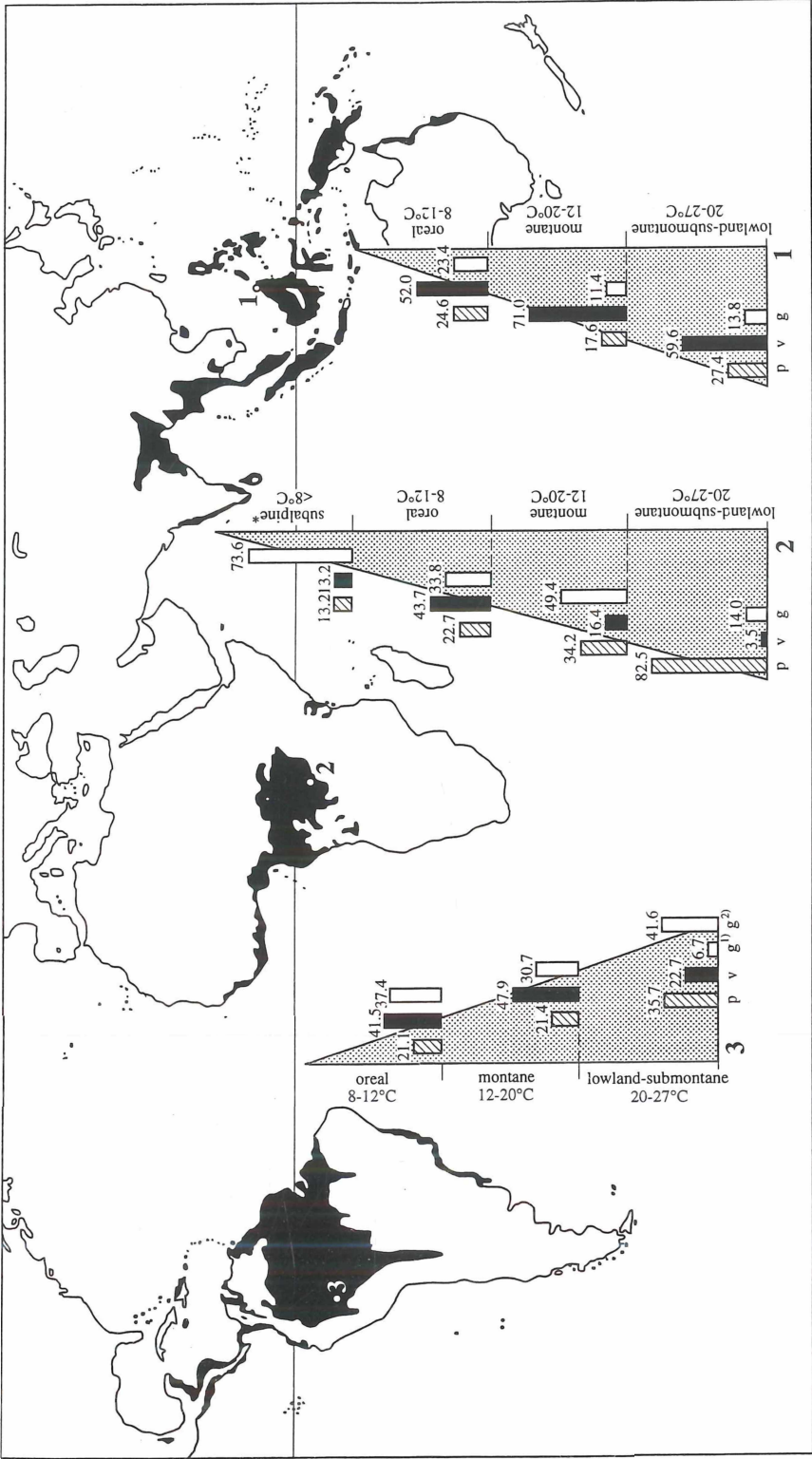


Abb. 7: Reproduktionsverhalten tropischer Stammeiphyten (mittlere Gruppenmenge in %; * nur %-Werte) in Abhängigkeit der Höhenstufen und des Temperaturregimes (mittlere Jahrestemperatur) [1 Borneo (Mt. Kinabalu), 2 Kongo/Rwanda, 3 Peru; p Arten mit „passivem“ Reproduktionsverhalten, v Arten mit „vegetativem“ Reproduktionsverhalten, g Arten mit „generativem“ Reproduktionsverhalten; 1) ohne *Lopholejeunea subfusca*, einem Ausdauernder Pendler mit generativer Reproduktion; 2) mit *Lopholejeunea subfusca*] (aus KÜRSCHNER et al. 1999).

die Protonemakeimung bereits innerhalb der Spore erfolgt. Nach Untersuchungen von VAN ZANTEN & GRADSTEIN (1988) sind solche „grüne“ Sporen nicht zum Ferntransport geeignet, sondern „adapted to immediate fitness and local dispersal“.

Berücksichtigt man als weitere Aspekte Lebensformen als Ausdruck des Individuenverbandes, der artspezifischen Wuchsform und des Habitats [cf. FREY et al. (1990), KÜRSCHNER & PAROLLY (1998d), KÜRSCHNER & SEIFERT (1995); als Grundlage dient hierbei das von MÄGDEFRAU (1982) vorgelegte 10-stufige System)] und ausgewählte morphologisch-anatomische Anpassungsmerkmale bezüglich der Wasserleit- und Wasserspeicherung [e. g., Zentralstrang zur endohydrischen Leitung; Wassertaschen, Wassersäcke zur Speicherung und damit Verzögerung der Austrocknung; Rinnenbildung zur Wasserableitung; ziliate Blätter zum Nebelkämmen (cf. FREY et al. 1990, KÜRSCHNER & PAROLLY 1998d, KÜRSCHNER & SEIFERT 1995)], ergibt sich zusammengefaßt folgender, tropenweit zu beobachtender Trend (Abb. 8):

Deckenbildende „passive“ Ausdauernde und Ausdauernde Pendler, gekennzeichnet durch nahezu fehlende oder geringe generative und vegetative Reproduktion und mit ähnlicher „Basisarchitektur“ [zu nennen sind hier v. a. Wassertaschen und Wassersäcke (1, Abb. 8), die v. a. Frullaniaceae, Lejeuneaceae oder Radulaceae kennzeichnen], dominieren in den isothermen, mehrschichtigen Tieflandswäldern und im submontanen Bereich (20-27° C-Intervall). Beharren ist hier offensichtlich wichtiger als sich auszubreiten. Lebensform, Lebensstrategie und morphologische Merkmale sind deutlich korreliert und werden durch ein entsprechendes ausgeglichenes Klimaregime gefördert.

Dieser „Funktionstyp“ des Tieflandes wird in den perhumiden, meist zweischichtigen Berg- und Nebelwäldern von filz- und wedelbildenden, „vegetativen“ Ausdauernden und Ausdauernden Pendlern abgelöst (Abb. 8), die durch die Bildung asexueller Diasporen und durch klonales Wachstum zur Stabilisierung der Population gekennzeichnet sind. Ökomorphologische Strukturen, die v. a. eine effektive und schnelle Kondensation des Wasserdampfes aus den häufigen Nebeln fördern, sind ziliate Blätter (3, Abb. 8) zum Nebelkämmen und Wasserleitstrukturen in Form von rinnenartig angeordneten Blättern (2, Abb. 8). Diese „Rinnenbildung“ kann der schnellen Wasserleitung dienen, wird aber auch zur Ableitung von überschüssigem Wasser, das den Gasaustausch behindern würde, interpretiert. Dieses „Bergwaldsyndrom“ ist charakteristisch für die Arten der feuchten, kühleren Nebelwälder und fördert den hier zu beobachtenden Massenwuchs.

Unter den zunehmend trockeneren und klimatisch wechselhaften Bedingungen im orealen Bereich und an der Waldgrenze liegt der Verbreitungsschwerpunkt kurzrasen-, hochrasen- und schweifbildender „generativer“ Ausdauernder und Ausdauernder Pendler mit regelmäßiger Sporogonbildung, zu denen sich im am höchsten aufsteigenden Verband, dem *Syntrichion* Afrikas, als typische xerophytische Wuchsform noch Polster gesellen. Ökomorphologische Strukturen dieser Stufe umfassen das Vorkommen ausgeprägter, dichter Rhizoidenfilze (4, Abb. 8) zur ektohydrischen, kapillaren Wasserleitung und die Ausbildung eines Hadroms (Zentralstrang, 5, Abb. 8) zur inneren Wasserleitung. Beide Strukturen fehlen fast völlig bei Epiphyten des isothermen Tieflandes oder der perhumiden Bergwaldstufe. In diesen offenen Wäldern der hochmontanen Stufe liegt auch der Schwerpunkt der Ausdauernden mit Fernausbreitung, während Sippen mit Pendelstrategie - Nahausbreitung und eingeschränkte Fernausbreitung aufgrund großer Sporen - ihr Maximum in den dichten Tiefland- und montanen Wäldern erreichen.

Diese generelle Abfolge ist in allen drei tropischen Regionen zu beobachten und verdeutlicht eindrucksvoll, dass es sich bei diesen „Funktionstypen“ und Adaptionen um einen Merkmalskomplex gemeinsam erworbener Präadaptionen handelt, der unter gleichen selektiven

Umweltbedingungen nahezu identische Bautypen in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen und Gesellschaften hervorgebracht hat.

Die symphylogenetischen Ergebnisse und die zu beobachtenden vorherrschenden Lebensstrategien führen zu der Annahme, dass die Ausbildung der Stammepiphyten der tropischen Tiefland- und montanen Stufe, deren Sippen sehr stark durch eine „passive“ und

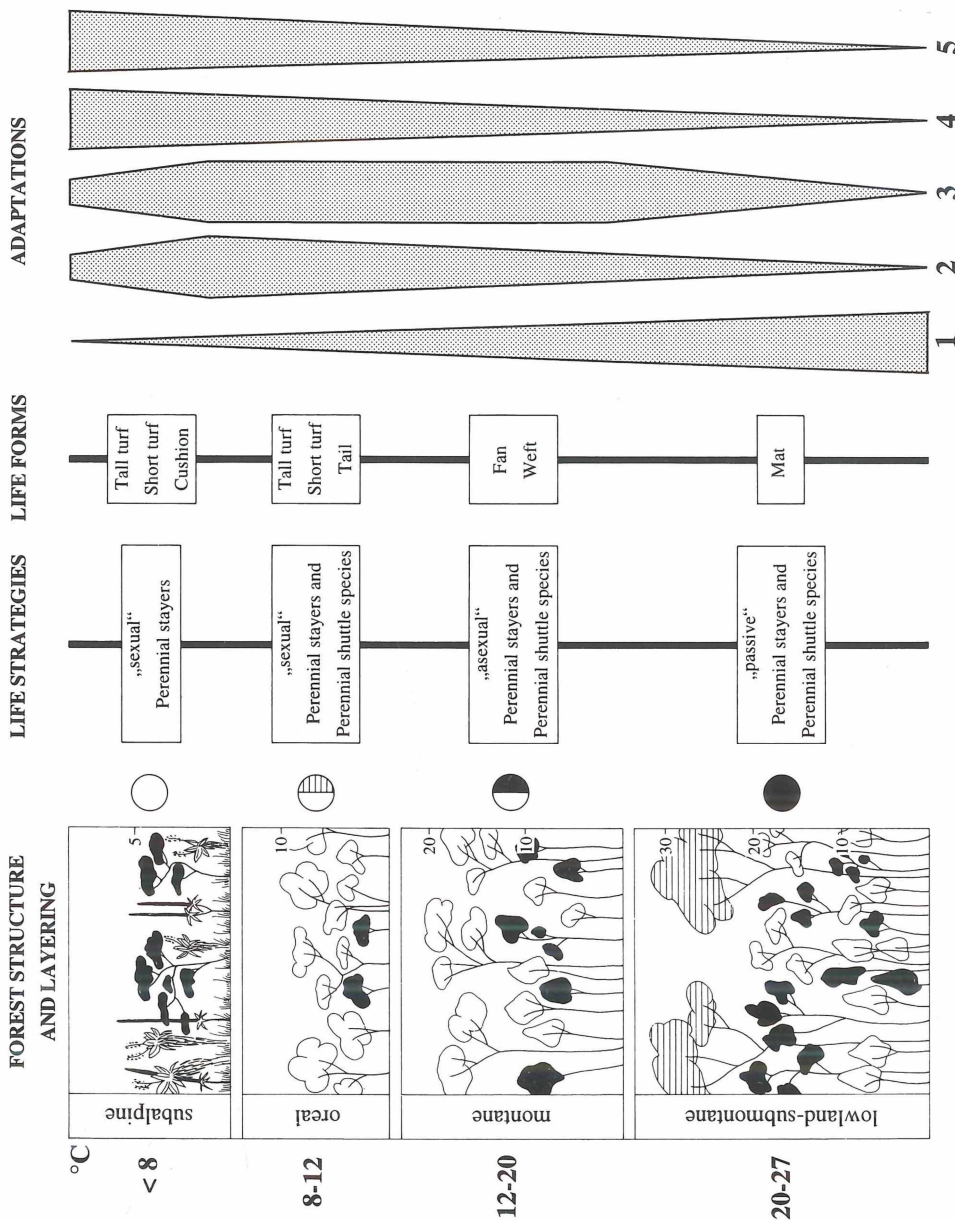


Abb. 8: Zu beobachtender Trend bei tropischen Stammepiphyten bezüglich Lebensstrategien, Lebensformen und ausgewählter ökomorphologischer Anpassungen in Abhängigkeit der Höhenstufen und des Temperaturregimes [1 Wassersäcke, -taschen; 2 rinnenartige Blattstellung; 3 Anpassungen zum Nebelkamm (e. g., zilierte Blätter); 4 Rhizoidenfilz; 5 Hadrom (Zentralstrang)] (aus KÜRSCHNER et al. 1999).

„vegetative“ Pendelstrategie mit Nahausbreitung gekennzeichnet sind, von einem alten floristischen Grundstock erfolgte, der auf den Zeitraum der mittleren Kreide zurückzuführen ist, in dem sich der Südatlantik noch nicht vollständig geöffnet hatte. Transkontinentale Fernausbreitung und eine spätere Etablierung kann in Einzelfällen aber nicht ausgeschlossen werden.

Zusammenfassung

Die stammepiphytische Moosvegetation tropischer Tiefland- und Bergregenwälder Mittel- und Südamerikas, Afrikas und Südasiens wird unter dem Gesichtspunkt einer syntaxonomischen und symphylogenetischen Gliederung, ökomorphologischer Adaptionen und den Lebensstrategien betrachtet, mit dem Ziel, floristisch-historisch-evolutive Entwicklungen und gemeinsame adaptive Muster und Tendenzen aufzuzeigen. Die coenosyntaxonomische Klassifizierung auf der Basis vikariierender, pseudovikariierender und korrespondierender, supraspezifischer Taxa ergibt dabei zwei höhenstufenabhängige Einheiten - *Coeno-Ptychanthetalia* des Tieflandes, *Coeno-Bazzanio-Herbertetalia* der Bergwaldstufe - die tropenweit untereinander sehr viel größere Gemeinsamkeiten erkennen lassen als die Gesellschaften des Tieflandes und der montanen Stufe innerhalb eines Kontinents. Sie können in der Coeno-Klasse *Coeno-Plagiochiletea* zusammengefaßt werden, die inhaltlich dem floristisch-soziologisch ermittelten Syntaxon *Lejeuneo flavae-Frullanea ericoidis* entspricht, das sich in vikariierende, kontinentsspezifische Klassen, Ordnungen und Verbände gliedern läßt. Die historisch-evolutiven Gesichtspunkte werden durch die Verteilungsmuster der vorherrschenden Lebensstrategien und durch ökomorphologische Adaptionen unterstützt. Symphylogenetische Ergebnisse und das vorherrschende „passive“ und „vegetative“ Reproduktionsverhalten der Arten der schattigen Tiefland- und der perhumiden Bergwälder deuten dabei auf einen gemeinsamen floristischen Grundstock hin, der in die mittlere Kreide zu datieren ist, als der Südatlantik sich noch nicht vollständig geöffnet hatte. Durch parallele Evolution in den verschiedenen Tropenbiomen entstanden aus diesem Grundstock die heutigen Epiphyten und „Funktionstypen“, die in den jeweiligen Verwandtschaftskreisen gegenwärtig die phylogenetischen Endglieder repräsentieren.

6. Literatur

- AKANDE, A. O., OLARINMOYE, S. O. & EGUNYOMI, A. (1982): Phytosociological studies on some corticolous bryophytes in Ibadan, Nigeria. - *Cryptogamie, Bryol.* **3**: 235-248.
- BARKMAN, J. J., MORAVEC, J. & RAUSCHERT, S. (1986): Code of phytosociological nomenclature, 2nd ed. - *Vegetatio* **67**: 145-195.
- CORNELISSEN, J. H. C. & TER STEEGE, H. (1989): Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forests of Guyana. - *J. Trop. Ecol.* **5**: 131-150.
- DEIL, U. (1989): Vicariance, pseudovicariance et correspondance - réflexions sur quelques notions de taxonomie et de syntaxonomie et les possibilités d'une approche symphylogénétique. - *Coll. Phytosoc.* **18**: 165-178.
- DEIL, U. (1994): Klassifizierung mit supraspezifischen Taxa und symphylogenetische Ansätze in der Vegetationskunde. - *Phytocoenologia* **24**: 677-694.
- DREHWALD, U. (1995): Epiphytische Pflanzengesellschaften in NO-Argentinien. - *Diss. Bot.* **250**: 1-175.
- DURING, H. (1979): Life strategies in bryophytes: a preliminary review. - *Lindbergia* **5**: 2-1-18.
- FREY, W. (ed.) (1987): Moosflora und -vegetation in Regenwäldern NO-Perus. Ergebnisse der BRYOTROP-Expedition nach Peru 1982. - *Beih. Nova Hedwigia* **88**: 1-159.
- FREY, W., GOSSOW, R. & KÜRSCHNER, H. (1990): Verteilungsmuster von Lebensformen, wasserleitenden und wasserspeichernden Strukturen in epiphytischen Moosgesellschaften am Mt. Kinabalu (Nord-Borneo). - *Nova Hedwigia* **51**: 87-119.

- FREY, W. & KÜRSCHNER, H. (1991a): Lebensstrategien epiphytischer Bryophyten im tropischen Tieflands- und Bergregenwald am Mt. Kinabalu (Sabah, Nord-Borneo). - *Nova Hedwigia* **53**: 307-330.
- FREY, W. & KÜRSCHNER, H. (1991b): Lebensstrategien terrestrischer Bryophyten in der Judäischen Wüste. - *Bot. Acta* **104**: 172-182.
- FREY, W. & KÜRSCHNER, H. (1995): Soziologie und Lebensstrategien epiphytischer Bryophyten in Israel und Jordanien. - *Nova Hedwigia* **61**: 211-232.
- FREY, W., KÜRSCHNER, H. & SEIFERT, H. U. (1995): Scientific results of the BRYOTROP expedition to Zaire and Rwanda. 7. Life strategies of epiphytic bryophytes from tropical lowland and montane forests, ericaceous woodlands and the *Dendrosenecio* subpáramo of the eastern Congo basin and the adjacent mountains (Parc National de Kahuzi-Biega/Zaire, Forêt de Nyungwe/Rwanda). - *Trop. Bryol.* **11**: 129-149.
- FULFORD, M. H., CRANDALL, B. & STOTLER, R. (1971): The ecology of an elfin forest in Puerto Rico 15. A study of the leafy hepatic flora of the Luquillo Mountains. - *J. Arnold Arboret.* **52**: 435-458.
- GIESENHAGEN, K. (1910): Die Moostypen der Regenwälder. - *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, Suppl.* **3**: 719-790.
- GRADSTEIN, S. R. (1985): A guide to the holostipous Lejeuneaceae. - In: GRADSTEIN, S. R. (ed.): Contributions to a monograph of the Lejeuneaceae subfamily Ptychanthoideae. - *Beih. Nova Hedwigia* **80**: 13-29.
- GRADSTEIN, S. R. (1992): The genera *Thysananthus*, *Dendrolejeunea* and *Fulfordianthus* gen. nov. (Studies on Lejeuneaceae subfamily Ptychanthoideae XXI). - *Bryologist* **95**: 42-51.
- GRADSTEIN, S. R. & PÓCS, T. (1989): Bryophytes. - In: LIETH, H. & WERGER, M. J. A. (eds.): Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies, pp. 311-325. - Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo.
- GROLLE, R. (1963): Monographie der Lebermoosgattung *Leptoscyphus* Mitt. - *Nov. Acta Leopold. N. F.* **25**: 1-143.
- HAUMAN, L. (1942): Les bryophytes des hautes altitudes au Ruwenzori. Résultats botaniques de l'expédition scientifique belge au Ruwenzori en 1932. X. - *Bull. Jard. Bot. Brux.* **16**: 311-353.
- HEDBERG, O. (1964): Features of Afroalpine plant ecology. - *Acta Phytogeogr. Suec.* **49**: 1-144.
- HERZOG, T. (1926): Geographie der Moose, 439 S. - Fischer Verlag, Jena.
- JOHANSSON, D. R. (1975): Ecology of epiphytic orchids in West African rain forests. - *Amer. Orch. Soc. Bull.* **44**: 125-136.
- KNAPP, R. (1973): Vegetation von Afrika, 626 S. - Fischer Verlag, Stuttgart.
- KÜRSCHNER, H. (1990): Die epiphytischen Moosgesellschaften am Mt. Kinabalu (Nord-Borneo, Sabah, Malaysia). - *Nova Hedwigia* **51**: 1-75.
- KÜRSCHNER, H. (1995): Epiphytische Moosgesellschaften im östlichen Kongobecken und den angrenzenden Gebirgsstöcken (Parc National de Kahuzi-Biega/Zaire, Forêt de Nyungwe/Rwanda). Wissenschaftliche Ergebnisse der BRYOTROP-Expedition nach Zaire und Rwanda Nr. 4. - *Nova Hedwigia* **61**: 1-64.
- KÜRSCHNER, H. (1999): Life strategies of epiphytic bryophytes in Mediterranean *Pinus* woodlands and *Platanus orientalis* alluvial forests of Turkey. - *Cryptogamie, Bryol.* **20**: 17-33.
- KÜRSCHNER, H., FREY, W. & PAROLLY, G. (1999): Patterns and adaptive trends of life forms, life strategies and ecomorphological structures in tropical epiphytic bryophytes - a pantropical synopsis. - *Nova Hedwigia* **69**: 73-99.
- KÜRSCHNER, H. & PAROLLY, G. (1998a): Stammepiphytische Moosgesellschaften am Andenostabhang und im Amazonas-Tiefland von Nord-Peru. - *Nova Hedwigia* **66**: 1-87.
- KÜRSCHNER, H. & PAROLLY, G. (1998b): Syntaxonomy of trunk-epiphytic bryophyte communities of tropical rain forests. A first pantropical approach. - *Phytocoenologia* **28**: 357-425.
- KÜRSCHNER, H. & PAROLLY, G. (1998c): Lebensstrategien stammepiphytischer Moose in Regenwäldern am Andenostabhang und im Amazonas-Tiefland von Nord-Peru. - *Nova Hedwigia* **67**: 1-22.
- KÜRSCHNER, H. & PAROLLY, G. (1998d): Lebensformen und Adaptationen zur Wasserleitung und Wasserspeicherung in epiphytischen Moosgesellschaften Nord-Perus (Amazonas-Tiefland, Cordillera Oriental, Cordillera Central). - *Nova Hedwigia* **67**: 349-379.

- KÜRSCHNER, H. & PAROLLY, G. (1999): Pantropical epiphytic rain forest bryophyte communities - coenosingntaxonomy and floristic-historical implications. - *Phytocoenologia* **29**: 1-52.
- KÜRSCHNER, H. & SEIFERT, H. U. (1995): Wissenschaftliche Ergebnisse der BRYOTROP-Expedition nach Zaire und Rwanda. 6. Lebensformen und Adaptionen zur Wasserleitung und Wasserspeicherung in epiphytischen Moosgesellschaften im östlichen Kongobecken und den angrenzenden Gebirgsstöcken (Parc National de Kahuzi-Biega/Zaire, Forêt de Nyungwe/Rwanda). - *Trop. Bryol.* **11**: 87-117.
- MÄGDEFRAU, K. (1982): Life forms of bryophytes. - In: SMITH, A. J. E. (ed.): *Bryophyte ecology*, pp. 45-58. - Chapman & Hall, London, New York.
- MIEHE, G. & MIEHE, S. (1994): East African bryophytes XII. Bryophytes from the Bale Mountains, SE Ethiopia. 1. Phyto-ecological introduction. - *Fragm. Flor. Geobot.* **39**: 165-219.
- MONTFOORT, D. & EK, R. C. (1990): Vertical distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in a lowland rain forest of French Guiana. - MSc. Thesis, Utrecht.
- OYE, F. (1924): Sur l'écologie des épiphytes de la surface des troncs d'arbres à Java. - *Rev. Gen. Bot.* **36**: 12-30, 68-83.
- PÓCS, T. & SZABÓ, A. (1993): The epiphytic vegetation on the endemic giant groundsel (*Senecio barbatioides*) of Mt. Elgon, Kenya. - *Opera Bot.* **121**: 189-194.
- RICHARDS, P. W. (1952): *The tropical rain forest. An ecological study*, 450 pp.. - University Press, Cambridge.
- RICHARDS, P. W. (1954): Notes on the bryophyte communities of lowland tropical rainforest, with special reference to Moraballi Creek, British Guiana. - *Vegetatio* **5/6**: 319-328.
- SCHUSTER, R. M. (1983): Phytogeography of Bryophyta. - In: SCHUSTER, R., M. (ed.): *New manual of bryology*, vol. **1**: 463-626. - Hattori, Bot.Lab., Nichinan.
- SEIFRIZ, W. (1924): The altitudinal distribution of lichens and mosses on Mt. Gedeh, Java. - *J. Ecol.* **12**: 307-313.
- SILLET, S. C. (1991): Canopy bryophyte communities in a lower montane wet forest, Costa Rica: quantitative sampling in intact forests and isolated trees. - *Selbyana* **13**: 164-165.
- SILLET, S. C., GRADSTEIN, S. R. & GRIFFIN III, D. (1995): Bryophyte diversity of *Ficus* tree crowns from cloud forest and pasture in Costa Rica. - *Bryologist* **98**: 251-260.
- SPRUCE, R. (1884-1885): Hepaticae Amazonicae et Andinae. - *Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh* **15**: 1-588.
- SPRUCE, R. (1886): Voyage de Richard Spruce dans l'Amérique équatoriale pendant les années 1849-1864. - *Rev. Bryol.* **13**: 61-79.
- TIXIER, P. (1966): Flore et végétation orophiles de l'Asie tropical. - PhD Thesis, Paris.
- TIXIER, P. (1979): Bryogéographie du Mont Bokor (Cambodge). (Bryophyta Indosinica XXIV). - *Bryoph. Bibl.* **18**: 1-121.
- WOLF, J. H. D. (1993): Ecology of epiphytes and epiphytic communities in montane rain forests, Colombia. - *Acad. Proefschrift Amsterdam*, 238 pp. - Amsterdam.
- YAMADA, K. (1988): The genus *Radula* from Cuba. - *J. Hattori Bot. Lab.* **65**: 379-390.
- ZANTEN, B. O. VAN (1978): Experimental studies on transoceanic long-range dispersal of moss spores in the Southern Hemisphere. - *J. Hattori Bot. Lab.* **44**: 455-482.
- ZANTEN, B. O. VAN (1983): Possibilities of long-range dispersal in bryophytes with special reference to the Southern Hemisphere. - In: KUBITZKI, K. (ed.): *Dispersal and distribution*. - *Sonderb. Naturwiss. Ver. Hamburg* **7**: 49-64.
- ZANTEN, B. O. VAN & GRADSTEIN, S. R. (1988): Experimental dispersal geography of neotropical liverworts. - *Beih. Nova Hedwigia* **90**: 41-94.

Anschrift des Verfassers:

PD Dr. Harald Kürschner, Institut für Biologie, Systematische Botanik und Pflanzengeographie, Freie Universität Berlin, Altensteinstr. 6, D-14195 Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Kürschner Harald

Artikel/Article: [Epiphytische Moosgemeinschaften tropischer Regenwälder - Adaptionen und floristisch-historische Entwicklung 187-206](#)