

Zeitschrift: Das Prothallium = Le prothalle
Herausgeber: Schweizerische Vereinigung der Farnfreunde
Band: - (2019)
Heft: 28

Artikel: Verbreitungsgrenzen verwandter montaner und kolliner Arten : das Beispiel *Athyrium distentifolium* und *Athyrium filix-femina*
Autor: Schoch, Tim
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1002207>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 30.03.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Athyrium distentifolium & Athyrium filix-femina



Verbreitungsgrenzen verwandter montaner und kolliner Arten: das Beispiel *Athyrium distentifolium* und *Athyrium filix-femina*

Zusammenfassung

Es ist unbestritten, dass der Klimawandel einen Einfluss auf die Verbreitungsgebiete vieler Tier- und Pflanzenarten hat. Während Tieflandarten ihre Verbreitungsgebiete entlang des Höhengradienten ausbreiten können, schwinden die Verbreitungsgebiete der Gebirgsarten zusehends. Um die Reaktion der Arten auf Veränderungen des Klimas besser verstehen zu können, sind grundlegende Verständnisse der Physiologie der einzelnen Arten nötig. In dieser Arbeit wurde untersucht, inwiefern die Temperatur einen Einfluss auf die Verbreitungsgrenzen des alpinen Farnes *Athyrium distentifolium* hat. Dazu wurde die Frosttoleranz und die stomatale Wasserdurchlässigkeit des Farnes gemessen und mit der nahverwandten Tieflandart *Athyrium filix-femina* verglichen.

Die Resultate zeigen, dass die Frosttemperaturen einen Einfluss auf das Verbreitungsgebiet von *A. distentifolium* haben könnten.

Die Untersuchungen der stomatalen Wasserdurchlässigkeit ergaben deutliche Unterschiede zwischen den beiden Arten. Bei kollinen, montanen und künstlichen Bedingungen weist *A. distentifolium* eine höhere Wasserdurchlässigkeit auf. Bei alpinen Bedingungen zeigen beide Arten ähnliche Werte, woraus sich schliessen lässt, dass sich *A. distentifolium* an die in seinem natürlichen Habitat vorkommenden Temperaturen angepasst hat. Genauere

Aussagen, welchen Einfluss die stomatale Wasserdurchlässigkeit auf *A. distentifolium* und sein Vorkommen hat, können nicht gemacht werden. Dazu sind weitere Untersuchungen der Photosyntheseaktivität und der Assimilationsrate nötig.

Einleitung

Der Klimawandel hat bereits begonnen die geografischen Verbreitungsgebiete der Arten zu beeinflussen [1]. Aufgrund der Erwärmung des Klimas und der Änderung des Niederschlages dehnen sich die Verbreitungsgebiete in Richtung der Pole aus [2]. Ebenfalls wurde eine Ausbreitung entlang des Höhengradienten der Verbreitungsgebiete verschiedener Tier- und Pflanzenarten nachgewiesen [3], [4]. Arten, die aber bereits an der oberen Grenze des Höhengradienten leben, können aufgrund dieser Veränderung zurück gehen und sogar aussterben [5], [6], [7].

Damit die Veränderung der Artenzusammensetzung und der Rückgang vieler Gebirgsarten besser verstanden und bestenfalls verhindert werden können, ist ein grundlegendes Verständnis der Pflanzenphysiologie notwendig. Nur mit diesem Verständnis der Physiologie können genauere Szenarien erstellt werden, die zeigen sollen, wie die Arten in der Zukunft auf sich verändernde Umweltbedingungen reagieren werden. Dabei stellt die Photosynthese einen zentralen Prozess dar. Um die

Lichtenergie nutzen zu können, müssen die Pflanzen über die Stomata Kohlenstoffdioxid aufnehmen, der anschliessend im Gewebe in pflanzeigene Stoffe umgewandelt wird [8]. Über diese Stomata regulieren sie aber auch ihren Wasserhaushalt [9].

In dieser Arbeit wird untersucht wie die beiden heimischen und nah verwandten Farnarten *Athyrium distentifolium* Opiz. und *Athyrium filix-femina* (L.) Roth auf 1 unterschiedliche Temperaturbedingungen reagieren und wie sich dies auf ihre Verbreitungsgrenzen auswirkt. *A. filix-femina* ist eine der häufigsten Tiefland-Farnarten der Schweiz, wächst aber bis hoch auf die alpine Stufe [10]. *A. distentifolium* ist dagegen unterhalb von 800 M.ü.M. nicht zu finden [10]. Versuche, diese Art im Tiefland zu kultivieren, sind bisher gescheitert (mündliche Information von Michael Kessler).

Für diese Arbeit wurde die Hypothese aufgestellt, dass die Gründe für das schlechte Überleben von *A. distentifolium* unter 800 M.ü.M. vor allem auf die warmen Temperaturen im Tiefland zurückzuführen sind. Die warmen Nachttemperaturen sollen bei der alpinen Art *A. distentifolium* zu einem zu hohen Wasserverlust und schlussendlich zur Austrocknung der Pflanze führen. In dieser Arbeit wurde untersucht, welchen Einfluss die Temperatur auf das Überleben der beiden Arten hat. Dabei wird 1) das Überleben bei tiefen Temperaturen und 2) die stomatale Wasserdurchlässigkeit bei höhenbedingten Temperaturen untersucht.

Material und Methoden

Für die Experimente wurden je 100 Sporophyten jeder Art gesammelt und am Institut für Systematische und Evolutionäre Botanik eingetopft und gelagert. Zusätzlich zu den Sporophyten wurden Sporen beider Arten gesammelt und daraus Gametophyten angezogen.

Die Experimente wurden in zwei getrennte Teilerperimente unterteilt. Im ersten Teil des Experiments wurde die Überlebenswahrscheinlichkeit der Pflanzen bei Frost getestet. Im zweiten Teil wurden die Pflanzen über eine komplette Vegetationsperiode bei bestimmten klimatischen Bedingungen gehalten und deren stomatale Wasserdurchlässigkeit untersucht. In allen Experimenten wurden jeweils Gametophyten und Sporophyten beider Arten untersucht.

Frosttoleranz Experiment

Für drei Tage wurden die Sporophyten und Gametophyten in einem Gefrierschrank bei einer bestimmten Temperatur gehalten. Dabei wurde das Experiment bei -10°C gestartet und dann die Temperatur jeweils in -5°C Schritten bis auf -30°C erhöht. Nach jeweils drei Tagen wurden die vordefinierten Sporophyten und Gametophyten aus dem Gefrierschrank genommen. Zu einem späteren Zeitpunkt wurde überprüft, wie viele Pflanzen überlebt haben. Um die Frosttoleranz von Gametophyten bei wärmeren Temperaturen zu untersuchen, wurden ausserdem zusätzliche Gametophyten eine Nacht draussen bei -4°C gelagert.

Klimaexperiment

Für die Klimaexperimente wurden vier Klimaschränke verwendet, in denen Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Licht kontrolliert eingestellt und mit einzelnen Schritten einen Tagesverlauf simuliert werden konnte. Die Experimente starteten Anfang April 2018 und endeten Ende September 2018. Somit konnte eine Vegetationsperiode über sechs Monate simuliert werden. In jedem Klimaschrank wurden im gleichen Stundenschritt dieselben Luftfeuchtigkeits- und Lichtwerte eingestellt, nur die Temperaturwerte unterschieden sich zwischen den jeweiligen Klimaschränken. In drei von vier Klimaschränken wurden Temperaturbedingungen simuliert, wie sie jeweils nahe



Athyrium distentifolium im Habitat



Die gesammelten Sporophyten sind bereit für die Experimente



Athyrium filix-femina
Gametophyten

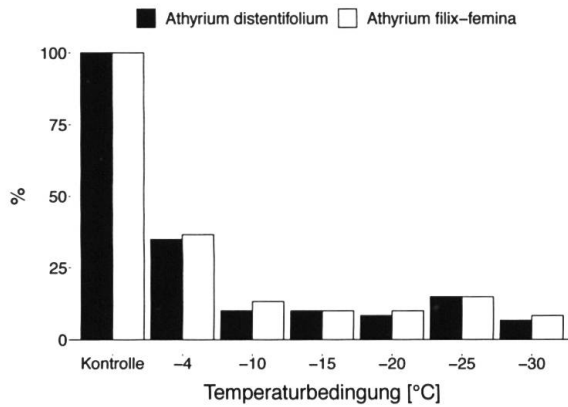


Abbildung 1: Überleben der Gametophyten nach dem Frostexperiment.

an den natürlichen Bedingungen auf 500 M.ü.M. (kolline Bedingungen), 1500 M.ü.M. (montane Bedingungen) und 2200 M.ü.M. (alpine Bedingungen) herrschen. Im vierten Klimaschrank wurde ein künstliches Klima mit hohen Tagestemperaturen, wie auf 500 M.ü.M., und tiefen Nachttemperaturen, wie auf 2200 M.ü.M., simuliert. So konnte in jedem Schrank ein kompletter Tagesverlauf simuliert und dieser für 30 Tage wiederholt werden. Anschliessend wurden die Temperaturen an typische Monatswerte entsprechender Höhenlagen angepasst.

Über die ganze Versuchsperiode wurden in regelmässige Abständen Messungen an jedem Sporophyt bei jeder Tages- und Nachttemperatur, die im jeweiligen Klimaschrank herrschte, gemacht. Für die Messungen wurden ein Porometer verwendet. Das Porometer misst die stomatale Wasserdurchlässigkeit. Gemessen wird dabei die Zeit, die ein Blatt benötigt, um durch Freisetzen von Wasserdampf die relative Luftfeuchtigkeit in einer kleinen Kammer um einen bestimmten Betrag zu erhöhen.

Resultate

Frosttoleranz Experiment

Die Resultate der Frostexperimente zeigen, dass beide Arten im Stadium des Game-

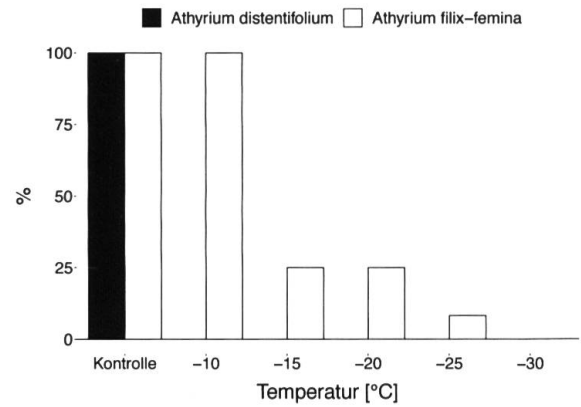


Abbildung 2: Überleben der Sporophyten nach dem Frostexperiment.

tophyten ähnliche Toleranzen gegenüber tiefen Temperaturen haben. Während bei beiden Arten bei -4°C jeweils knapp ein Drittel der Gametophyten gegenüber der Kontrolle überlebt hat, hat bei höheren Frosttemperaturen nur noch ein geringer Teil der getesteten Gametophyten überlebt (Abbildung 1). Bereits bei -10°C sind bei A. distentifolium 90% und bei A. filix-femina 86.7% eingegangen. Zwischen den Arten sind keine signifikanten Unterschiede zu erkennen.

Anders sehen die Frosttoleranzen der Sporophyten aus. Die Zahl der überlebenden Pflanzen bei A. filix-femina liegt bei -10°C noch bei 100%, bei -15°C und -20°C nur noch bei 25% und nimmt mit sinkenden Frosttemperaturen weiter ab (Abbildung 2). Dagegen überlebten bei A. distentifolium keine der verwendeten Sporophyten das Experiment.

Klimaexperiment

Im Klimaexperiment zeigen beide Arten bei der Sporophytenbildung aus Gametophyten im Vergleich zwischen den Bedingungen ein gleiches Muster auf (Abbildung 3). Bei den alpinen Bedingungen wurden bei beiden Arten keine Sporophyten gebildet. Bei kollinen Bedingungen sind am meisten Sporophyten

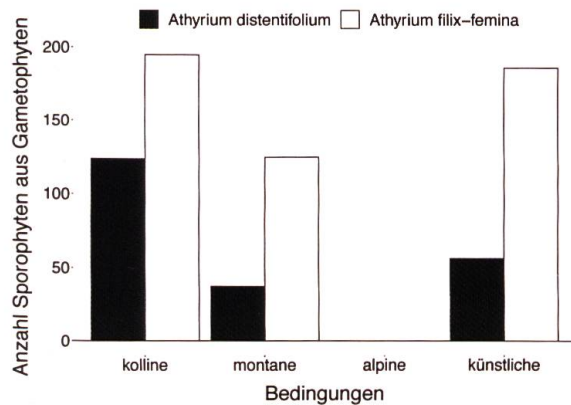


Abbildung 3: Entwicklung der Sporophyten aus Gametophyten im Klimaexperiment.

gebildet worden, gefolgt von den künstlichen und den montanen Bedingungen. Im Vergleich zwischen beiden Arten hat *A. filix-femina* bei den drei Bedingungen, in denen Sporophyten gebildet worden sind, gesamthaft mehr Sporophyten ausgebildet als *A. distentifolium*.

Die Messungen der stomatalen Wasserdurchlässigkeit im Allgemeinen ergab einen klaren Unterschied zwischen den beiden Arten (Abbildung 4). Bei drei von vier Bedingungen zeigt *A. distentifolium* eine höhere stomatale Wasserdurchlässigkeit auf als *A. filix-femina*. Die Unterschiede sind, mit Ausnahme der Sporophyten aus den alpinen Bedingungen, signifikant. Nur bei den alpinen Bedingungen weisen beide Arten eine ähnliche stomatale Wasserdurchlässigkeit auf. Die Untersuchungen der stomatalen Wasserdurchlässigkeit in der Nacht ergaben keine Unterschiede zwischen den Bedingungen, aber die selben Unterschiede zwischen den Arten.

Diskussion

Die Sporophyten von *A. distentifolium* weisen im Vergleich zu den Sporophyten von *A. filix-femina* eine deutlich niedrigere Frosttoleranz auf. Auf den ersten Blick scheint es überraschend, dass die Frosttoleranz der

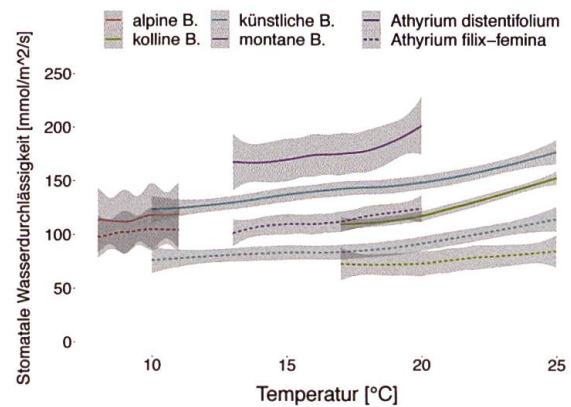


Abbildung 4: Stomatale Wasserdurchlässigkeit bei Tagestemperaturen. Der graue Bereich bildet das Konfidenzintervall von 95% ab.

alpinen Art als Sporophyt so tief liegt, dass sie bereits bei -10°C nicht mehr überleben kann. So kommen in höheren Lagen, wo *A. distentifolium* natürlicherweise vorkommt, doch über die Wintermonate nicht selten noch tiefere Temperaturen vor [11]. Werden aber die Standorte, an denen *A. distentifolium* wächst, etwas genauer betrachtet, so lässt sich durchaus einen Erklärungsansatz für diese tiefe Frosttoleranz finden. *A. distentifolium* wächst vor allem an schattigen, feuchten Stellen, oftmals in sogenannten Senken. An diesen kühlen Standorten sammelt sich im Herbst der erste Schnee schnell an und bleibt anschliessend bis tief in den Frühling liegen. Untersuchungen haben gezeigt, dass der Schnee als guter, natürlicher Isolator des Bodens fungiert. Die Temperaturen unter einer kontinuierlichen Schneedecke betragen konstant nur wenige Minusgrade [12]. So kann *A. distentifolium* unter dem Schnee geschützt vor grossen Temperaturschwankungen überwintern. Wenn im Frühling/Frühsummer dann an diesen Stellen der Schnee verschwindet, herrschen bereits höhere Temperaturen und grössere Fröste sind nicht mehr zu erwarten. Es scheint also, dass der Frost die natürliche Verbreitungsgrenze von *A. distentifolium* einschränkt. Es ist durchaus vorstellbar, dass *A. distentifolium* in



Aussaatbecher am Institut für Systematische und Evolutionäre Botanik, Universität Zürich

tieferen Lagen, unterhalb von 800 M.ü.M., als Gametophyt vorkommt und teilweise auch einen frostreichen Winter überstehen kann, da die Frosttoleranz beider Arten als Gametophyt im Experiment ähnlich war. Entwickelt sich der Gametophyt aber zum Sporophyten weiter, so ist nicht zu erwarten, dass dieser einen frostreichen Winter 4 überleben wird.

Aufgrund der Resultate aus dem Klimaexperiment kann darauf geschlossen werden, dass die Temperatur einen grossen Einfluss auf die Bildung der Sporophyten aus Gametophyten hat. Bei beiden Arten wurden bei warmen Temperaturen mehr Sporophyten gebildet als bei kalten. Dass sich bei beiden Arten bei den Temperaturen der alpinen Bedingungen keine Sporophyten aus Gametophyten entwickelten, könnte mit der

Aktivität der Spermatozoide des Gametophyten zusammenhängen. Die begeisselte Geschlechtszelle muss ihren Weg zum weiblichen Geschlechtsorgan, dem Archegonium, finden [13]. Untersuchungen haben gezeigt, dass die Temperatur einen grossen Einfluss auf die Schwimgeschwindigkeit und das Überleben der Spermatozoide haben kann [14]. Dies könnte auch bei *A. distentifolium* und *A. filix-femina* der Fall sein und würde erklären, wieso bei den alpinen Bedingungen keine Sporophyten gebildet wurden. Trotzdem sind in der Natur Sporophyten von *A. distentifolium* in Gebieten zu finden, an denen die Temperatur nicht höher als im Experiment liegt. Da Gametophyten sehr klein sind, ist für sie vor allem das sie umgebende Mikroklima wichtig, welches, geschützt durch grössere Pflanzen, durchaus vom Makroklima ab-

weichen kann. Die Temperaturen in diesem Mikroklima können, verglichen mit den Umgebungstemperaturen, deutlich höher liegen und dazu führen, dass trotz der tiefen Umgebungstemperaturen, *A. distentifolium* Sporophyten aus den Gametophyten bildet kann.

Zwischen den Arten ist bei Tages- und Nachttemperaturen ein klarer Unterschied in ihrer stomatalen Wasserdurchlässigkeit zu erkennen. Die mittlere Wasserdurchlässigkeit von *A. filix-femina* liegt bei allen Bedingungen (ausser den alpinen Bedingungen) tiefer als bei *A. distentifolium*. Dies zeigt, dass die Tieflandart *A. filix-femina* sich besser an höhere Temperaturen angepasst hat als die alpine Art *A. distentifolium*, indem sie den Wasserverlust über die Stomata verringert hat. *A. filix-femina* verliert bei gleicher Temperatur aufgrund der niedrigeren stomatalen Wasserdurchlässigkeit weniger Wasser als *A. distentifolium* unter gleichen Bedingungen und bei gleich grosser Blattfläche. Diese Unterschiede könnten auf eine evolutive Anpassung an die klimatischen Bedingungen im natürlichen Habitat zurückzuführen sein. *A. filix-femina* ist im kollinen Gebiet hohen Temperaturen ausgesetzt. Um nicht zu viel Wasser zu verlieren ist die stomatale Wasserdurchlässigkeit verringert. *A. distentifolium* dagegen hat diese Anpassung an warme Temperaturen nicht, da sein natürliches Habitat höher liegt und dort die Temperaturen grundsätzlich tiefer liegen. Unter alpinen Bedingungen, bei welchen *A. distentifolium* sein natürliches Habitat hat, zeigt dieser eine Anpassung der stomatale Wasserdurchlässigkeit an diese Temperaturen. *A. distentifolium* zeigt bei gleicher Temperatur ähnliche Werte auf wie die von *A. filix-femina*. Während *A. filix-femina* auf kolliner Stufe bezüglich des Wasserverlustes über die Stomata einen Vorteil gegenüber *A. distentifolium* hat, so ist dieser Vorteil bei alpinen Bedingungen nicht mehr

vorhanden. Unter diesen Bedingungen hat aber auch *A. distentifolium* gegenüber *A. filix-femina* keinen Vorteil. Das deutet darauf hin, dass aufgrund der stomatalen Wasserdurchlässigkeit *A. distentifolium* nur in höheren Lagen vorkommt, weil in tieferen Lagen höhere Temperaturen vorherrschen, die Art zu viel Wasser verliert und darum austrocknet.

Vergleicht man die stomatale Wasserdurchlässigkeit bei Nachttemperaturen zwischen den Bedingungen so sind innerhalb einer Art keine Unterschiede zu erkennen. Es ist lediglich ein Trend zu erkennen, der zeigt dass die stomatale Wasserdurchlässigkeit bei steigenden Temperaturen ansteigt. Dagegen sind beim Vergleich der stomatalen Wasserdurchlässigkeiten bei Tagestemperaturen Unterschiede zwischen den Bedingungen innerhalb einer Art zu erkennen. Für die Wasserdurchlässigkeit spielt es demnach eine Rolle, bei welchen Temperaturen die Sporophyten ihre Wedel ausgebildet haben. So haben die neu gebildeten Sporophyten ihre stomatale Wasserdurchlässigkeit an die jeweiligen Bedingungen angepasst. Bei beiden Arten konnten die Sporophyten, die bei den kollinen Bedingungen gewachsen sind, ihre stomatale Wasserdurchlässigkeit an die höheren Temperaturen so anpassen, dass deren Wasserverlust im Vergleich zu den in anderen Bedingungen gelagerten Sporophyten minimiert wurde. Wie Abbildung 4 zeigt, ist ein Trend bei *A. filix-femina* zu erkennen, der zeigt dass je tiefer die Temperaturen waren, bei dem die Sporophyten ihre Wedel ausgebildet hatten, desto höher ist im Vergleich zu den anderen Sporophyten bei gleicher Temperatur die stomatale Wasserdurchlässigkeit. Dieser Trend ist auch bei den Sporophyten von *A. distentifolium* zu erkennen, jedoch mit der Ausnahme der Sporophyten aus den alpinen Bedingungen. Diese Sporophyten zeigen eine ähnlich hohe stomatale Wasserdurchlässigkeit wie

die Sporophyten aus den künstlichen Bedingungen. Sie verlieren also über die Stomata weniger Wasser bei gleicher Temperatur als es aufgrund der Resultate von dem nah verwandten *A. filix-femina* zu erwarten wäre. Die möglich vorgenommene Anpassung der stomatalen Wasserdurchlässigkeit von *A. distentifolium* an die alpinen Bedingungen, die oben im Vergleich zwischen den Arten gemacht wurde, kann hier mit dem Vergleich zwischen den Bedingungen nochmals bestätigt werden.

Mit der Messung der stomatalen Wasserdurchlässigkeit können Schlüsse über den Wasserhaushalt und die Transpirationsrate des Sporophyten gemacht werden. Je mehr Wasser der Sporophyt aus dem Boden ziehen kann, desto mehr Wasserverlust über die Stomata sollte dieser vertragen. Da *A. distentifolium* an schattigen, feuchten Standorten vorkommt, sollte es möglich sein, einen höheren Wasserverlust mit einer Mehraufnahme von Wasser zu kompensieren. Dies sollte für *A. distentifolium* auch im Tiefland möglich sein.

Fazit

Die Temperatur scheint einen wesentlichen Einfluss auf die Verbreitung von *A. distentifolium* zu haben. Es ist durchaus vorstellbar, dass *A. distentifolium*, wegen seiner ähnlichen Frosttoleranzen zu *A. filix-femina*, im Tiefland als Gametophyt vorkommt. Aufgrund der niedrigen Frosttoleranz des Sporophyten jedoch kann *A. distentifolium* in tieferen Lagen, wegen der fehlenden Schneedecke, Frostperioden nicht überleben. Die Resultate zeigen, dass die Tages- und Nachttemperaturen einen Einfluss auf die Pflanzen und ihre stomatale Wasserdurchlässigkeit haben und möglicherweise auch auf ihre Assimilationsrate. Eine Verringerung des Wasserverlustes durch Verkleinerung der Stomataöffnung hat aber oftmals nur eine minime Änderung in der CO₂ Verfügbarkeit innerhalb des Blattes

zur Folge [15]. Deshalb lassen sich mit der stomatalen Wasserdurchlässigkeit keine direkten Aussagen über die Photosyntheseaktivität und die Assimilationsrate machen. Darum kann die zu Beginn aufgestellte Hypothese weder komplett bestätigt noch komplett verworfen werden. Dafür sind weitere Untersuchungen der Photosyntheseaktivität und der Assimilation nötig.

Zum Schluss ist noch zu erwähnen, dass die Experimente alle reine Laboruntersuchungen darstellen und die Pflanzen somit unter kontrollierten Bedingungen untersucht wurden. Die Bedingungen im Feld stellen sich dagegen viel komplexer dar. Deshalb sind ähnliche Untersuchungen im Feld zusätzlich notwendig um genauere Schlüsse über die Verbreitungsgrenzen machen zu können.

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei Dr. Michael Kessler für die grossartige Unterstützung und die Betreuung meiner Arbeit bedanken. Ich bin dankbar für die spannenden Diskussionen, Erkenntnisse und Erfahrungen, die ich während dieser Zeit am Institut für Systematische und Evolutionsnäre Botanik der Universität machen durfte. Weiter möchte ich mich bei Rayko Jonas und Markus Meierhofer für die gärtnerische Betreuung und der Zürcherischen Botanischen Gesellschaft für das Projektstipendium bedanken.

Literatur

- [1] I-Ching Chen, Jane K Hill, Ralf Ohlemüller, David B Roy, and Chris D Thomas. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, 333(6045):1024 LP – 1026, aug 2011.
- [2] Camille Parmesan. Climate and species' range. *Nature*, 382:765, aug 1996.
- [3] Lesley Hughes. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2):56–61, 2000.
- [4] Camille Parmesan and Gary Yohe. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421:37, jan 2003.
- [5] Jean Paul Theurillat and Antoine Guisan. Potential impact of climate change on vegetation in the European alps: A review. *Climatic Change*, 50(1-2):77– 109, 2001.
- [6] Robert K Colwell, Gunnar Brehm, Catherine L Cardelús, Alex C Gilman, and John T Longino. Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics. *Science*, 322(5899):258 LP – 261, oct 2008.
- [7] Emilien Kuhn and Jean-Claude Gégout. Highlighting declines of cold-demanding plant species in lowlands under climate warming. *Ecography*, 42(1):36–44, jan 2018.
- [8] Hans Lambers, F Stuart Chapin, and Thijs L Pons. Photosynthesis. In Hans Lambers, F Stuart Chapin, and Thijs L Pons, editors, *Plant Physiological Ecology*, pages 11–99. Springer New York, New York, NY, 2008.
- [9] Tim J Brodribb and Scott AM McAdam. Passive Origins of Stomatal Control in Vascular Plants. *Science*, 331(6017):582 LP – 585, feb 2011.
- [10] Konrad Lauber, Gerhart Wagner, and Andreas Gygax. *Flora Helvetica - Illustrierte Flora der Schweiz*, volume 6. Haupt, 2018.
- [11] MeteoSchweiz. Klimareport 2017. Technical report, Bundesamt für Meteorologie und Klimatologie MeteoSchweiz, Zürich, 2018.
- [12] Christian Körner and Erika Hiltbrunner. The 90 ways to describe plant temperature. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 30(March):16–21, 2018.
- [13] E. Sheffield and P. R. Bell. Current studies of the pteridophyte life cycle. *The Botanical Review*, 53(4):442–490, 1987.
- [14] John H Miller. Fern Gametophytes as Experimental Material. *Botanical Review*, 34(4):361–440, 1968.
- [15] G D Farquhar and T D Sharkey. Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33(1):317–345, jun 1982. 7